

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

2

ФЕВРАЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД

1971

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Л. В. Кудряшев, Е. М. Лавренко (главный редактор), З. Лебедев, Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин (зам. главного редактора), В. М. Понятовская, Т. А. Работнов (зам. главного редактора), В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, С. Я. Соколов, В. Б. Сочава, В. В. Суворов, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Н. В. Турбин, С. Н. Тюремноя, Ан. А. Федоров, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henckel, M. M. Hollerbach, L. V. Kudryashev, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), D. V. Lebedev, H. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, B. N. Norin (Associate Editor), V. M. Poniatskaja, T. A. Rabotnov (Associate Editor), V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava, S. Y. Sokolov, V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmatchev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev (Associate Editor), O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.

*Адрес редакции Ботанического журнала: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»*

*Завед. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова.
Корректоры Ш. А. Иванова и Л. Я. Комм*

Сдано в набор 13/XI 1970 г. Подписано к печати 1/II 1971 г. Формат бумаги 70×108²/₁₆.
Печ. л. 10 + 3 вкл. (3/16 печ. л.) = 14,52 усл. печ. л. Бум. л. 5³/₁₆. Уч.-пзд. л. 16,11. Тип. зак. № 1317.
М 27064. Тираж 2642.

УДК 541.621.2 : 58

Н. Н. Каден и Ю. А. Урманцев

ИЗОМЕРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ. II. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

N. N. KADEN AND U. A. URMANTZEV. ISOMERY IN LIVE NATURE. II. RESULTS OF INVESTIGATIONS

Эта работа — результат экспериментальной проверки расцтов и выводов, сделанных одним из авторов (Урманцев, 1968, 1970). Естественно, здесь развиваются дальше представления об изомерии и симметрии в живой природе.

Методика

В качестве моделей биоизомерии были взяты чашечка (*Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit.), венчик и чашечка (*Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L.) и венчики цветков ряда видов, разводимых в Главном ботаническом саду АН СССР и произрастающих в Подмосковье. В работе в 1965—1968 гг., кроме авторов, приняли участие лаборантки ИФР АН СССР Л. П. Прибыткова, В. В. Коконова, И. В. Остроухова, мл. и с. МГУ С. А. Смирнова, лаборантка кафедры высших растений Н. В. Кнорре, студенты биолого-почвенного факультета МГУ, проходившие в 1966 г. учебную практику I курса на агробиостанции в Чашниково Солнечногорского р-на Московской области, Т. М. Анапольская, Г. К. Аронова, Ж. А. Банникова, Н. Е. Иванова, Н. А. Березина, Н. В. Волкова, Р. Ж. Джимбаева, Л. Г. Иванова, Н. М. Каленик, Х. В. Касимова, Т. А. Келейникова, О. Л. Коленко, А. Л. Крючешникова, В. В. Ксенофонтова, Т. А. Лежанкина, Н. И. Маркушина, О. В. Матанова, З. А. Мукасеева, В. В. Паршинцев, М. Г. Сагдиева, А. Н. Смирнов, Л. В. Сорокин, К. Л. Тарасов, А. С. Тихомиров, Т. Ю. Чернобукова, Л. А. Юрганова и группа биофизиков под руководством доц. О. Н. Чистяковой. Разрешением включить работу по изучению изомерии цветков в качестве одного из заданий летней практики студентов I курса авторы обязаны проф. Л. В. Кудряшову. Авторы приносят им всем свою искреннюю благодарность.

Венчики (чашечки) цветков и бутонов просматривались изнутри с точки зрения наложения лепестков (чашелистиков) друг на друга. Если предыдущий лепесток накрывал последующий по ходу часовой стрелки, то ставился знак «+», в обратном случае — знак «—». Подсчетом плюсов и минусов, а также расположения одинаковых знаков рядом («цис») или через несколько противоположных («транс») устанавливался вид изомерии венчика (С-изомерии, от слова «*corolla*» — венчик) и чашечки (К-изомерии, от слова «*calyx*» — чашечка). Цветки, у которых хотя бы один лепесток не налегал на соседний, в расчет не принимались. Исследованиями было охвачено 56 285 экз. цветков, принадлежащих 57 видам 26 семейств. Они имели 3-, 4-, 5-, 6-членные, обычно циклические венчики. Попытка изучить строение 6-членного венчика на примере *Lythrum salicaria* L. не увенчалась успехом, так как лепестки его не на-

кладываются друг на друга даже в бутоне (цветок актиноморфный!). Венчики *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichb. с шестью и *Trientalis euro-
raea* L. с семью лепестками нельзя было исследовать, так как работа проводилась в середине лета.

Результаты наблюдений

Они сведены в табл. 1. Изученные виды расположены по семействам отдельно для 3-, 4-, 5-, 6-членных венчиков; против каждого вида даны частоты встречаемости — в абсолютных единицах (n) и в процентах (%); Σ — общее число изомеров, ПВФ — полностью веерообразные формы вида $m+$, $0-$; $m-$, $0+$ ($m=3, 4, 5, 6$); P — вероятность достоверности различия распределения соответствующих двух форм от гипотетического 50%-го их распределения.

Величина « P » вычислялась следующим образом. Например, среди 1904 исследованных венчиков *Ranunculus acris* L. было обнаружено 52 ($5+$, $0-$) и 45 ($5-$, $0+$) изомеров. Противоречит ли такое распределение частот этих изомеров гипотезе о равновероятной, 50%-й, их встречаемости? Для ответа на данный вопрос мы использовали ϕ -преобразование Фишера с последующим использованием u -критерия (аргумента нормального распределения). Находим $p_1 = \frac{52}{(52+45)} \cdot 100 = 53.6\%$, затем по таблице Фишера (см., например, в книге Урбаха, 1964, табл. 7 Приложений) величину ϕ_1 , которая для $P=53.6\%$ равна $\phi_1=1.643$. Для гипотетической же $p_0=50\%$, $\phi_0=1.571$. И по формуле

$$u = (\phi_1 - \phi_0) \sqrt{m}$$

определяем величину u . В данном случае

$$u = (1.643 - 1.571) \cdot \sqrt{97} = 0.072 \cdot 9.849 = 0.709128 \approx 0.71.$$

По табл. 1 Приложений (Урбах, 1964) имеем: при $u \approx 0.71$, $P \approx 52.23\%$, т. е. должна быть принята гипотеза о равновероятном распределении $5+$, $0-$ и $5-$, $0+$ форм венчика *R. acris* L. Что же касается различия доли полностью веерообразных, т. е. $5\pm$, $0\mp$ форм от всех остальных, то для этого случая:

$$P = 97 \cdot 100/1904 = 5.09\%, \phi_1 = 0.456, u = (1.571 - 0.456) \cdot \sqrt{1904} = 48.65,$$

$P \approx 100\%$ и различие встречаемости полностью веерообразных форм от всех остальных и их совместного распределения от 50%-го абсолютно достоверно. Аналогичным образом вычислены P и для остальных случаев. Заметим, что различие мы считали значимым, если $P \geq 95\%$.

Жирным шрифтом мы выделяли наиболее часто встречающиеся, а знаком $\blacktriangle$ — изомеры, изображенные в виде диаграмм Эйхлером (Eichler, 1875, 1878).

Изучение полученных данных позволило сделать интересные заключения по встречаемости изомеров, отражению строения цветков диаграммами, симметрии цветков.

C-, K-изомерия, встречаемость изомеров

Данные по встречаемости приведены в табл. 1—3. Они полностью подтверждают теоретические выводы (Урманцев, 1968) о возможности существования для любых объектов, в данном случае венчиков и чашечек, диссимметрической, недиссимметрической, комбинированной изомерий. Помимо этого, табл. 2 доказывает существование явления многообразия, или полиморфизма изомерий венчиков, возникшего вследствие изменения состава переставляемых элементов (числа

ТАБЛИЦА 1

Изомерия венчиков цветков у различных видов ($m = 3 \div 6$)

Семейство	Вид	Показа- тели	Изомер								Σ	ПВФ
			m+, 0-	m-, 0+	(m-1)+, 1-	(m-1)-, 1+	цис-		транс-			
							(m-2)+, 2-	(m-2)-, 2+	(m-2)+, 2-	(m-2)-, 2+		
Alismaceae	<i>Alisma plantago-aqua- tica</i> L.	n 0/0 P, %/0	90▲ 25.2	86 24.1	95 26.7	85 24.0	—	—	—	—	356 100	176 49.3
	<i>Tradescantia virginia- na</i> L.	n 0/0 P, %/0	13 12.6	7 6.8	45▲ 43.7	38 36.9	—	—	—	—	103 100	20 19.4
	<i>Butomus umbellatus</i> L.	n 0/0 P, %/0	34 10.6	33 10.3	125▲ 38.9	129 40.2	—	—	—	—	321 100	67 20.9
Brassicaceae	<i>Hesperis matronalis</i> L.	n 0/0 P, %/0	16 4.4	17 4.5	85 23.2	95 26.1	142▲ 38.8	—	—	11 3.0	366 100	33 8.9
	<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	n 0/0 P, %/0	29 5.3	85 15.3	112 20.2	111 20.0	193▲ 34.8	—	—	24 4.4	554 100	114 20.6
	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	n 0/0 P, %/0	18 6.2	25 8.7	87 30.3	59 20.6	59▲ 20.6	—	—	39 13.6	287 100	43 15
Hydrangeaceae	<i>Philadelphus corona- rius</i> L.	n 0/0 P, %/0	0 0	1000▲ 100	0 0	0 0	0 0	—	—	0 0	1000 100	1000 100
	<i>Ph. microphyllus</i> Gray	n 0/0 P, %/0	0 0	126▲ 97.7	0 0	1 0.8	2 1.5	—	—	0 0	129 100	126 97.7
			100	100	—	—	—	—	—	—	100	100

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показатели	Изомер							
			$m+$, 0—	$m-$, 0+	$(m-1)+$, 1—	$(m-1)-$, 1+	чис-		транс-	
							$(m-2)+$, 2—	$(m-2)-$, 2+	$(m-2)+$, 2—	$(m-2)-$, 2+
Onagraceae	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	n %, P , %	77 56.6	0 100	41▲ 30.2	4 2.9	10 7.4	— —	4 2.9	— —
	<i>E. montanum</i> L.	n %, P , %	212 60.2	0 100	92▲ 26.1	8 2.3	32 9.1	— —	8 2.3	— —
	<i>Chamaenerion angustifolium</i> Scop.	n %, P , %	718 63.5	2 100	337▲ 29.9	9 0.8	39 3.4	— —	27 2.4	— —
	<i>Fuchsia</i> sp.	n %, P , %	25▲ 12.5	175 87.5	0 0	0 0	0 0	— —	0 0	— —
Ranunculaceae	<i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit.	n %, P , %	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	— —	135 55.1	110▲ 44.9
	<i>Anemone vitifolia</i> Buch.-Ham. ex DC.	n %, P , %	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	— —	52▲ 48.6	55 51.4
	<i>Ranunculus acris</i> L.	n %, P , %	52 2.7	45 2.4	283 14.9	256▲ 13.4	278 14.6	— —	347 18.2	368 19.4
	<i>R. repens</i> L.	n %, P , %	16 3.7	20 4.7	68 15.8	63▲ 14.7	70 16.3	— —	79 18.4	52 12.3
Rosaceae	<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	n %, P , %	2 0.2	0 —	43 4.5	71 7.5	87 9.1	— —	320 33.7	327▲ 34.4
							70.17		24.34	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показатели	Изомер								Σ	ИВФ
			m+, 0—	m—, 0+	(m—1)+, 1—	(m—1)—, 1+	цис-		транс-			
							(m—2)+, 2—	(m—2)—, 2+	(m—2)+, 2—	(m—2)—, 2+		
Rosaceae	<i>Rosa</i> sp. sp.	n %, P , %	4 0.2	9 0.6	122 7.7	103 6.5	165 10.4	219 13.6	486 30.5	485▲ 30.5	1593 100	13 0.8
	<i>Potentilla anserina</i> L.	n %, P , %	2 0.2	7 0.8	54 6.2	100▲ 11.5	148 17.0	184 21.0	182 20.8	196 22.5	873 100	9 1.0
	<i>Geum rivale</i> L.	n %, P , %	137 3.2	100 2.3	706 16.4	625▲ 14.5	672 15.6	614 14.2	698 16.2	757 17.6	4309 100	237 5.5
	<i>Spiraea salicifolia</i> L.	n %, P , %	4 0.7	0 0	61 11.0	39 7.0	110 19.8	108▲ 19.5	118 21.3	115 20.7	555 100	4 0.7
Malaceae	<i>Malus domestica</i> Borkh.	n %, P , %	26 2.4	19 1.7	176 15.9	176▲ 15.9	170 15.4	144 13.0	189 17.1	205 18.6	1105 100	45 4.1
	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	n %, P , %	2 0.9	0 0	19 9.0	16▲ 7.5	26 12.3	45 21.2	53 25.0	51▲ 24.1	212 100	2 0.9
Amygdalaceae	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	n %, P , %	3 2.71	2 1.81	20 18.0	11▲ 9.91	9 8.11	13 11.71	32 28.83	21▲ 18.92	111 100	5 4.5
	<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>	n %, P , %	100▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	100 100	100 100
Crassulaceae	<i>Saxifraga hypnoides</i> L.	n %, P , %	1 4.2	3 12.5	5 20.7	4 16.7	7 29.2	0 0	0 0	4▲ 16.7	24 100	4 16.7
			70.17	25.86	—	—	—	—	—	—	99.97	—

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показа- тели	Изомер								Σ	ПВФ
			m+, 0—	m—, 0+	(m—1)+, 1—	(m—1)—, 1+	цис-		транс-			
							(m—2)+, 2—	(m—2)—, 2+	(m—2)+, 2—	(m—2)—, 2+		
Oralidaceae	<i>Oxalis acetosella</i> L.	$\frac{n}{P}, \%$ 21 47.7	16▲ 36.4	3 6.8	4 9.1	0 0	0 0	0 0	0 0	44 100	37 84.1	
	<i>Linum usitatissimum</i> L.	625 46.2	622▲ 45.9	38 2.8	46 3.4	8 0.6	8 0.6	3 0.2	4 0.3	1354 100	1247 92.1	
Linaceae	<i>L. perenne</i> L.	73 33.5	102▲ 46.8	19 8.7	11 5.1	6 2.7	2 0.9	1 0.5	4 1.8	218 100	175 80.3	
	<i>Geranium pratense</i> L.	112 15.4	82▲ 11.2	120 16.5	140 19.2	78 10.7	70 9.6	70 9.6	57 7.8	729 100	194 26.6	
Geraniaceae	<i>Geranium</i> sp.	105 27.9	92▲ 24.4	69 18.4	53 14.1	18 4.8	11 2.9	19 5.1	9 2.4	376 100	197 52.3	
	<i>Alcea rosea</i> L.	106▲ 57.6	71 38.6	3 1.64	1 0.54	1 0.54	1 0.54	1 0.54	0 0.54	184 100	177 96.2	
Malvaceae	<i>Sidalcea candida</i> A. Gray	14▲ 32.6	16 37.2	9 21.0	0 0	1 2.3	1 2.3	1 2.3	1 2.3	43 100	28 69.8	
	<i>Stellaria holostea</i> L.	57 4.7	72▲ 5.9	199 16.4	205 16.9	187 15.4	215 17.7	137 11.3	141 11.7	1213 100	129 10.6	
Caryophylliaceae	<i>Lychnis</i> sp.	124 78.0	28▲ 17.6	4 2.5	2 1.3	1 0.6	0 0	0 0	0 0	159 100	152 96.6	
		100		59.35		—	—	—	—	100		

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показатели	Измер							Σ	ПВФ	
			m+, 0—	m—, 0+	(m-1)+, 1—	(m-1)—, 1+	чис-		транс-			
							(m-2)+, 2—	(m-2)—, 2+	(m-2)+, 2—			(m-2)—, 2+
Caryophyllaceae	<i>Saponaria officinalis</i> L.	$\frac{n}{P, \%}$	280▲ 96.5	0 0	9 3.1	0 0	1 0.4	0 0	0 0	290 100	280 96.5	
	<i>Dianthus deltoides</i> L.	$\frac{n}{P, \%}$	1000▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1000 100	1000 100	
	<i>D. plumarius</i> L.	$\frac{n}{P, \%}$	1096▲ 85.2	1 0.08	145 11.3	1 0.08	15 1.2	18 1.4	5 3.9	1286 100	1097 85.2	
	<i>Primula frondosa</i> Janka	$\frac{n}{P, \%}$	3 1.6	3 1.6	20 11.4	23 13.1	6 3.4	16▲ 9.1	55 31.4	176 100	6 3.2	
Primulaceae	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	$\frac{n}{P, \%}$	560▲ 98	0 0	10 1.8	0 0	1 0.2	0 0	0 0	571 100	560 98	
	<i>L. vulgaris</i> L.	$\frac{n}{P, \%}$	308▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	308 100	308 100	
	<i>Armeria alpina</i> Willd.	$\frac{n}{P, \%}$	30▲ 32.2	0 0	30 32.2	6 6.5	5 5.4	2 2.2	13 14.0	93 100	30 32.2	
	<i>A. vulgaris</i> Willd.	$\frac{n}{P, \%}$	224▲ 51.9	2 0.5	133 30.9	5 1.2	33 7.7	8 1.9	20 4.6	431 100	226 52.4	
Plumbaginaceae	<i>Plumbago capensis</i>	$\frac{n}{P, \%}$	53▲ 43.8	68 56.2	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	121 100	121 100	
	<i>Allamanda cathartica</i> L.	$\frac{n}{P, \%}$	0 0	101▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	101 100	101 100	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показатели	Измер							Σ	ПВФ	
			m+, 0—	m—, 0+	(m—1)+, 1—	(m—1)—, 1+	чис-		транс-			
							(m—2)+, 2—	(m—2)—, 2+				
Polemoniaceae	<i>Polemonium coeruleum</i> L.	n %, P, %	983▲ 80.8	2 0.2	146 12.0	7 0.6	36 3.0	9 0.6	22 1.9	12 1.0	1217 100	985 81.0
	<i>Phlox drummondii</i> Hook.	n %, P, %	15000▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	15000 100	15000 100
	<i>Ph. paniculata</i> L.	n %, P, %	10000▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	10000 100	10000 100
	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	n %, P, %	408▲ 99.8	1 0.2	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	409 100
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia tanacetifolia</i> Bernh.	n %, P, %	0 0	1▲ 0.3	11 3.2	13 3.8	17 4.9	18 5.2	154 44.6	131 38.6	345 100	1 0.3
	<i>Nemophila menziesii</i> Hook. et Arn.	n %, P, %	0 0	32 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0▲ 0	32 100	32 100
	<i>N. maculata</i> Benth. ex Lindl.	n %, P, %	0 0	150 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0▲ 0	150 100	150 100
Boraginaceae	<i>Myosotis palustris</i> L.	n %, P, %	360▲ 99.4	0 0	2 0.6	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	362 100	360 99.4
			3+, 3—т	3+, 3—т'	3+, 3—тт	4+, 2—п 4—, 2+т	5+, 1—	3+, 3—п	4+, 2—т	4+, 1—	5—, 1+3,—, 2+п	Σ
Berberidaceae	<i>Berberis vulgaris</i> L.	n %	12 5.22	2 0.87	169▲ 73.5	2 0.87	3 4.31	2 0.87	25 10.9	1 0.44	1 0.44	230 100

 $m=6$

ТАБЛИЦА 2
Примеры полиморфизма С-изомерий
(Вид, изомер, частота)

Показа- тели	Изомер											
<i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit. (<i>Ranunculaceae</i>)												
Индекс	2+, 2-т	3+, 2-т	3-, 2+т	3+, 3-тт	3+, 3-т	3+, 3-тт	4+, 2-тт	4+, 3-т	Σ			
n	1	135	110▲	5	3	1	1	1	257			
%	0.39	52.5	42.9	1.95	1.17	0.39	0.39	0.39	100			
<i>Prunus domestica</i> L. (<i>Amygdalaceae</i>)												
Индекс	5+, 0-	3+, 2-т	3-, 2+т	3-, 2+ц	6+, 0-	5+, 1-	4+, 2-т	4-, 2+т	4-, 2+тт	3+, 3-т	3+, 3-тт	Σ
n	1	2	3▲	1	1	1	3	3	1	2	1	19
%	5.3	10.5	15.8	5.3	5.3	5.3	15.8	15.8	5.3	10.5	5.3	100
<i>Philadelphus lemoinei</i> Lemoine (<i>Hydrangeaceae</i>)												
Индекс	3-, 0+	4-, 0+	3-, 1+	5-, 0+	6-, 0+	5-, 1+			Σ			
n	21	1240▲	1	770	80	1			2113			
%	0.99	58.69	0.047	36.45	3.79	0.047			100			

лепестков). Например, для *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. обнаружены изомерии при числе чашелистиков 5 (их основное число, теоретически возможно существование 8, найдено 2 изомера); 6 (возможно 14, найдено 4); 4 (возможно 6, найден 1); 7 (может быть 20, найдена

ТАБЛИЦА 3
Комбинированная С-, К-изомерия
(Вид, изомер, частота)

Пока- затели	Изомер								
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L. (<i>Alismaceae</i>)									
Ч	2+, 1—		2+, 1—		2—, 1+		2—, 1+		Σ
В	2+, 1—	2—, 1+	3+, 0—	3—, 0+	2—, 1+	2+, 1—	3+, 0—	3—, 0+	
n	47	45	47	48	40	48	43	38	356
%	13.21	12.65	13.21	13.49	11.24	13.49	12.08	10.68	100
<i>Butomus umbellatus</i> L. (<i>Butomaceae</i>)									
Ч	3+, 0—		2+, 1—		3—, 0+		2+, 1—		
В	3+, 0—	3—, 0+	2+, 1—	2—, 1+	3+, 0—	3—, 0+	2+, 1—	2—, 1+	
n	5	7	10	20	4	4	19	11	
%	1.81	2.53	3.62	7.23	1.45	1.45	6.86	3.98	
Ч	2+, 1—		2—, 1+		2—, 1+		2—, 1+		Σ
В	3+, 0—	3—, 0+	2+, 1—	2—, 1+	3+, 0—	3—, 0+	2+, 1—	2—, 1+	
n	11	7	35	35	12	11	43	43	277
%	3.98	2.53	12.64	12.64	4.34	3.98	15.53	15.53	100

1 форма). Разумеется, здесь вид статистики существенно зависит от объема выборки. Наверняка при большем ее объеме были бы обнаружены и другие изомеры. Заметим, что в общем случае явление полиморфизма изомерий данного объекта может возникнуть как при неизменном, так и при изменяющемся составе. Вследствие этого полиморфизм изомерий может быть нескольких родов.

Интересные заключения можно сделать из таблиц по встречаемости С-изомеров.

«Цис-транс-эффект»

Им мы называем факт встречаемости изомеров данного объекта преимущественно в виде цис- и транс-форм. Он хорошо прослеживается на представителях сравнительно примитивных семейств — *Ranunculaceae* и *Rosaceae*. Затем, по ходу эволюции, этот эффект сглаживается, пока совершенно или почти полностью не исчезает у семейств, наиболее продвинутых на эволюционном пути.

«Эффект веера»

Он заключается во встречаемости изомеров изучаемого объекта преимущественно (или только) в виде наиболее или полностью упорядоченных форм. Например, в случае пентамерных венчиков и чашечек такими являются частично или полностью веерообразные $4\pm$, $1\mp$; $5\pm$, $0\mp$ формы. В соответствии с цис-транс-эффектом на низших этапах развития растений эффект веера не проявляется, но он резко выявляется на высших ступенях эволюции.

«D, L-эффект»

Так мы называем явление неодинаковой встречаемости энантиоморфов в *D* (правой) или *L* (левой) или преимущественно в одной форме. На примере *C*- (и *K*)-изомерии (см. таблицы) мы находим все варианты встречаемости антиподов: 1) $\Sigma D = \Sigma L$, 2) $\Sigma D > \Sigma L$, 3) $\Sigma D < \Sigma L$. Однако при более внимательном анализе таблиц с этой точки зрения складывается впечатление, что вид встречаемости антиподов не случаен, он — функция эволюционного положения растений: на низших ступенях $\Sigma D \approx \Sigma L$, затем постепенно все чаще начинает встречаться одна из энантиоморфов, пока не останется только одна из них. И замечательно, что «+» формы (т. е. *D*) при этом представлены чаще, чем «—» (т. е. *L*). Так, на вершинах филогенетического древа венчики растений, встречающихся в виде полностью ($4\pm$, $0\mp$; $5\pm$, $0\mp$) и частично ($3\pm$, $1\mp$; $4\pm$, $1\mp$) веерообразных форм, представлены, вообще говоря, больше «+» формами. Имеем для $4\pm$, $0\mp$ — плюс-модификаций — 3, минус — 3; $3\pm$, $1\mp$ — соответственно 3 и 0; для $5\pm$, $0\mp$ — плюс модификаций — 16, минус — 3; $4\pm$, $1\mp$ — соответственно 6 и 0; по всем значным состояниям — 28 и 6.

Общий вывод, намечающийся из анализа всех трех эффектов, — это вывод о статистической зависимости встречаемости *C*-изомеров растений от их систематического положения. Таким образом, возникает возможность предсказывать на основе знания низкого, среднего или высокого положения растения в системе возможные частоты встречаемости его *C*-изомеров, и, наоборот, получив данные о встречаемости, примерно судить о высоте систематического положения какого-либо вида.¹

Для представителей низкоорганизованных семейств характерны: 1) проявление цис-транс-эффекта, т. е. встречаемости изомеров прежде всего в виде цис- и транс-форм; 2) полное или почти полное отсутствие веерообразных форм; 3) чаще встречаются равенства типа $\Sigma D \approx \Sigma L$. Такими признаками отличаются сем. *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Spiraeaceae*, *Malaceae*, *Amygdalaceae*, *Brassicaceae*, а также *Alismaceae*, *Buto-maceae*, *Commelinaceae* с трехчленным венчиком, хотя у них цис- и транс-формы невозможны.

¹ Естественно величины цис-, транс- и веера эффектов выражать в процентах от общего числа изомеров, что и сделано нами в приводимых таблицах. Величину же *D, L*-эффекта удобно выражать, по В. В. Алпатову, коэффициентом декстральности ($D_{ex} = \frac{\Sigma D}{\Sigma L + \Sigma D} \cdot 100$). Кроме того, если табл. 1 рассматривать как корреляционное поле, на ось ординат которого нанесены обозначения видов, абсциссы — обозначения изомеров, то нетрудно заметить сдвиг «центров тяжести» частотных характеристик изомеров данного вида, т. е. подчеркнутых цифр, справа налево.

Эти выводы вполне согласуются с известным положением морфологии и систематики растений о том, что примитивные формы имеют спиральное (или винтовое) расположение органов в цветке, в том числе лепестков, чашелистиков и листочков простого околоцветника, т. е. транс-расположение. Пример *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. очень характерен в этом отношении; даже при 4, 6 и 7 чашелистиках (табл. 2), нередко встречающимися у него наряду с типичными пятью, у него представлены исключительно транс-формы. То же самое мы встречаем и у *Anemone vitifolia* Buch.-Ham. ex DC.

Переход от спирального расположения лепестков к циклическому в сем. *Ranunculaceae* совершается постепенно. Поэтому у более высокоорганизованных представителей видов *Ranunculus* при сохранении максимума транс-форм наблюдается повышение числа более упорядоченных изомеров, в том числе и полностью веерообразных.

Для представителей высокоорганизованных семейств характерны: 1) полное или почти полное отсутствие цис- и транс-изомеров; 2) встречаемость прежде всего веерообразных венчиков; 3) неравенство типа $\Sigma D \geq \Sigma L$. Эти признаки наблюдаются у *Aposynaceae*, *Convolvulaceae*, *Boraginaceae*.

Это находит свое объяснение в наличии на вершинах эволюционных ветвей спайнолепестных венчиков, возникших, по-видимому, из наиболее упорядоченных раздельнолепестных. Закручены они только или преимущественно в одну — правую (*Primulaceae*, *Polemoniaceae*, *Convolvulaceae*, *Boraginaceae*) или левую сторону (*Hydrophyllaceae*), чаще в правую.

Представители *Saxifragaceae*, *Geraniaceae*, *Linaceae*, *Malvaceae*, *Onagraceae*, занимающие менее высокое положение в системе, обнаруживают вполне естественные для них переходные распределения частот С-изомеров, т. е. уменьшение числа цис- и транс-форм и увеличение числа веерообразных венчиков. Отдельные примеры противоречий могут быть объяснены эволюцией внутри семейств и порядков. Так, в сем. *Caryophyllaceae* *Stellaria holostea* L. из более примитивного подсем. *Alsinoideae* отличается от *Dianthus deltoides* L., *Saponaria officinalis* L. признаками менее высокой организации и симметрии. *Philadelphus coronarius* L., ранее относившийся к сем. *Saxifragaceae*, а теперь не только выделенный в *Hydrangeaceae*, но и отнесенный в его составе к другому порядку, отличается от *Saxifraga* упорядоченным венчиком. По-видимому, исключительная встречаемость формы 5+, 0— у *Kalanchoe* также объясняется тем, что этот род принадлежит к более высокоорганизованному подсемейству довольно примитивных *Crassulaceae*.

Гораздо труднее объяснить довольно примитивное строение цветков с точки зрения симметрии у таких видов, как *Primula frondosa* Janka (*Primulaceae*) и особенно *Phacelia tanacetifolia* Bernh. Сем. *Hydrophyllaceae* «занимает в некоторых отношениях как бы промежуточное положение между *Polemoniaceae* и *Boraginaceae*» (А. Л. Тахтаджян, 1966 : 427), а изученные нами представители этих двух семейств характеризуются исключительно (*Phlox*) или преимущественно (*Polemonium*, *Myosotis*) венчиком типа 5+, 0—.

Ответы на эти вопросы могут дать только новые исследования, захватывающие гораздо большее число видов одного семейства, чем это удалось сделать нам.

С-, К-изомерия и диаграммы цветков

Каждая наука — будь то химия, кристаллография или физика — рано или поздно сталкиваются с изомерией, а шире с поли- и изоморфизмом своих объектов. Это обстоятельство со временем, после известного «лаг-периода», заставляет ученых отказаться от мысли изображать строение изучаемого объекта только посредством одной какой-либо структуры. В целях наиболее полного его познания они из-за его полиморфизма начинают привлекать множество теоретически мыслимых и реально на-

ходимых структур и в случае расхождения числа тех и других искать его причины. Обычно глубокое проникновение в рассматриваемом направлении заканчивается построением различных теорий «устойчивости», например, термодинамической, удачно объясняющих и позволяющих теоретически вывести реальную картину распределения частот отдельных полиморфических модификаций. Биология в этом отношении не составляет исключения. Нечто подобное, например, мы переживаем сейчас при изучении строения цветков растений.

Известно, что Эйхлер (Eichler, 1875, 1878) дал многочисленные плоские (и в этом их недостаток; они могут исказить истинную симметрию цветка) диаграммы для цветков многих родов подавляющего большинства семейств покрытосеменных растений. Сегодня, оценивая ретроспективно его труды, мы должны признать огромную важность введения в практику диаграмм цветков. С тех пор эти диаграммы с небольшими изменениями и дополнениями перепечатываются в специальных работах по морфологии и систематике отдельных групп, в учебниках и руководствах.

Однако, как показывает статистическое изучение строения венчиков ряда видов, материал, использованный Эйхлером для изготовления срезов бутонов, зарисовок и гравирования, нередко оказывался случайным. Так, для пятичленного циклического венчика теоретически возможны восемь различных форм взаимного расположения лепестков, и у многих видов растений они существуют фактически, обычно в неодинаковом числе (табл. 1). Эйхлер же дает всегда одну диаграмму для рода, которая в таком случае отражает строение только одной из имеющихся форм венчика, притом далеко не всегда наиболее часто встречающейся в природе. В этом можно убедиться при просмотре табл. 1, где ▲ отмечены изомеры, которые изображены на диаграмме Эйхлера.

Если для *Polemonium*, *Myosotis*, *Convolvulus*, *Lysimachia*, *Armeria*, *Rosa*, *Saponaria* изображения у Эйхлера отражают наиболее часто встречающуюся форму, видимо благодаря резкому преобладанию ее, то для *Phacelia*, *Primula*, *Ranunculus*, *Geum*, *Spiraea*, *Malus*, *Saxifraga*, *Geranium*, *Stellaria* на диаграмме показано расположение лепестков, встреченное лишь в 0.3—24.4% случаев, т. е. совершенно случайное. Интересно, что венчики всех исследованных цветков двух видов *Nemophila* построены по типу «5+, 0—», т. е. являются L-веерообразными. Несмотря на это, Эйхлер (Eichler, 1875:195, f. 114B) указывает, что для этого рода годится диаграмма *Hydrolea spinosa* с венчиком типа «3—, 2+транс», не встреченного нами ни разу среди 182 изученных цветков *Nemophila*.

Если для таких родов, как *Phlox*, *Allamanda*, *Lysimachia*, *Dianthus*, *Myosotis*, *Convolvulus*, *Saponaria*, у которых встречается только или почти только одна форма венчика, одна диаграмма дает достаточное представление о строении цветка, то для родов, имеющих все или почти все возможные типы взаимного расположения лепестков, полное представление о строении цветка может дать лишь набор объемных диаграмм. Правда, необходимо отметить, что сам Эйхлер не придавал своим диаграммам столь абсолютного значения, как это склонны делать многие авторы учебников и руководств, воспроизводящие его рисунки без комментариев, как единственно правильные для данного рода или семейства. Во многих местах своего труда Эйхлер (Eichler, 1875, 1878) справедливо отмечает: «почкосложение открытое, черепитчатое или свернутое» (1875:99, *Alisma*); «само накрывание варьирует» (1878:203, *Brassicaceae*); «варьирующе черепитчатое, при этом часто в 2/5, продолжающее спираль чашечки» (1878:501, *Rosa*); «накрывание венчика варьирующее, однако большею частью скрученное вправо» (1875:194, *Polemonium*) и т. д.

Важно заметить, что в действительности число возможных диаграмм должно быть значительно большим, если учесть одновременный полиморфизм, а следовательно и изомерию всех органов цветка. Это доказывают, например, цветки *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., с одной стороны, и данные табл. 2 — с другой.

В первом случае было обращено внимание как на раздельную, так и на совместную изомерию — чашечки и венчика (без учета поворотов их относительно друг друга, т. е. без учета поворотной, или тропоизомерии). Понятно, что при таких условиях число возможных изомеров P_{m_1, m_2} околоцветника будет равно $P_{m_1, m_2} = P_{m_1} \times P_{m_2}$, где P_{m_1} и P_{m_2} — числа изомеров соответственно венчика при m_1 лепестках и чашечки при m_2 чашелистках. В случае *A. plantago-aquatica* L. и *B. umbellatus* L. $m_1 = 3$, $m_2 = 3$ и $P_{3, 3} = P_3 \times P_3 = 4 \times 4 = 16$.

И в самом деле, именно такое число изомеров было обнаружено у *B. umbellatus* L. и в 2 раза меньше у *A. plantago-aquatica* L. (табл. 3).

В последнем случае исследование цветков этого вида затруднялось тремя обстоятельствами: 1) в раскрытых цветках лепестки расходились, не накрывали друг друга, поэтому изучению были подвергнуты бутоны; 2) в бутонах два лепестка часто не налегали, но загибались своими краями внутрь цветка; 3) бутоны *Alisma* мелки и просматривались под бинокулярным микроскопом. Вследствие этого почти все цветки и многие бутоны не включались в подсчеты, вследствие чего полученные данные неполны и статистически скорее всего недостоверны. Вполне возможно, что фактически существуют и остальные, пока не найденные типы взаимного расположения лепестков и чашелистков и две остальные формы чашечки ($3 \pm, 0 \mp$).

Что касается табл. 2, то она указывает на новый источник возможного увеличения числа изомеров — полиморфизм, вызванный непостоянством числа лепестков. Особенно замечательны в этом отношении цветки *Philadelphus lemoinei* Lemoine. Мы обнаружили у него венчики при числе лепестков $m=3, 4$ (основная форма), 5, 6. Видно, что было бы совершенно необоснованно изображать на диаграмме этого растения венчик только модификации $4-, 0+$ (58.7%) и игнорировать форму $5-, 0+$ (36.4%). Здесь же обращает на себя внимание и встречаемость *C*-изомеров только в левых (минус) формах, что, возможно, связано с происхождением всех остальных из основной, $4-, 0+$ модификаций и с сохранением при этом, как бы в соответствии с известным принципом Кюри, знака диссимметрии.

Итак, в результате мы приходим к выводу о необходимости для всесторонней характеристики строения цветка множества теоретически мыслимых и реально находимых диаграмм. При этом, как и в случае химии, кристаллографии, физики, возникает вопрос о причинах расхождения в ряде случаев числа тех и других, а также численно различной встречаемости изомеров. Видимо, здесь нужно попытаться искать ответ на него в спасительной гипотезе о различной устойчивости *C*- и *K*-изомеров, в том числе по отношению к естественному отбору. Отсюда тотчас следует вывод о большей устойчивости более упорядоченных форм, потому что, как мы видим из табл. 1, по ходу эволюции шел постепенный отбор *C*-форм типа $m \pm, 0 \mp$ и $a \pm, b \mp$, где $a \gg b$. Но в чем природа этой устойчивости? Как, узнав ее сущность, вывести из нее причинно истинное распределение частот изомеров? Думается, что не последнюю роль при ответе на эти вопросы должны сыграть идеи термодинамики и теории информации.

Итак, на 56 285 экземплярах венчиков цветков растений, принадлежащих к 57 видам и 26 семействам, установлено существование: 1) явления полиморфизма изомерий; 2) трех эффектов — а) «цис-транс», б) «веера» и в) «*D, L*», заключающихся соответственно в фактах встречаемости изомеров данного вида растения только или преимущественно в виде цис- и транс-, преимущественно или полностью веерообразных, *D* и (или) *L* форм (т. е. $\Sigma D \neq \Sigma L$).

Для представителей низкоорганизованных семейств оказались характерными: 1) проявление цис-транс-эффекта, 2) полное или почти полное отсутствие эффекта веера, 3) чаще встречались равенства типа $\Sigma D \approx \Sigma L$.

Для представителей же высокоорганизованных семейств оказались характерны: 1) полное или почти полное отсутствие цис-транс-эффекта,

2) проявление эффекта веера и эффекта *D, L*. Представители менее высокоорганизованных семейств обнаруживают переходные или «средние» распределения частот изомеров венчика.

Доказано, что в общем случае полное представление о строении цветка может дать лишь набор объемных диаграмм (структур). Представление же о строении цветка, полученное лишь по единственной, к тому же плоской диаграмме Эйхлера, вследствие полиморфизма цветка часто может оказаться ошибочным.

ЛИТЕРАТУРА

- Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Урманцев Ю. А. (1968). Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе. *Вопр. филос.*, 12. — Урманцев Ю. А. (1970). Изомерия в живой природе. I. Теория. *Бот. журн.*, 55, 2. — Eichler A. W. (1875). Blütendiagramme. I. — Eichler A. W. (1878). Blütendiagramme. II.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова,
Институт физиологии растений
Академии наук СССР
им. К. А. Тимирязева,
Москва.

(Получено 12 XII 1969).

SUMMARY

The material for this investigation were 56285 corollas of flowers of plants belonging to 57 species and 26 families. As a result of these studies: (1) the existence of such principally new phenomenon as the polymorphism of isomery was established, (2) the following three effects were observed: (a) the cis-trans effect; (b) the «fan» effect and (c) the «D, L» effect, i. e. the occurrence exclusively or prevalently of cis- and transforms, virtually or perfectly fan-like forms and D- and/or L-forms respectively.

The following features proved to be characteristic of primitively organized forms: (1) a conspicuous cis-trans effect; (2) an entire or almost entire absence of the fan-effect; (3) the most frequent are the equalities of the ΣD - ΣL -type. As for the representatives of the highly organized families, they were characterized by the following features: (1) a perfect or almost absence of the cis-trans effect; (2) a pronounced fan-effect and D, L effect. Representatives of families with «medium» degrees of organization are characterized by transitional or «medium» distributions of frequencies of corollar isomers.

It is proved that in a general case a complete notion of the flower structure can be ensured only by a series of volumetric structural diagrams. The depiction of the flower structure by but a single Eichler's diagram (moreover, on a plane) is inadequate on account of the polymorphism of flowers.

УДК 582.572.236+582.572.7 : 561. : 551.782.1

И. А. Ильинская и А. Г. Штефырца

ИСКОПАЕМЫЕ *SMILACACEAE* И *DIOSCOREACEAE*
ИЗ МИОЦЕНА МОЛДАВИИ

С 3 рисунками и 2 таблицами рисунков

I. A. ILJINSKAYA AND A. G. STEPHYRTZA. FOSSIL *SMILACACEAE*
AND *DIOSCOREACEAE* FROM THE MIOCENE OF MOLDAVIA

Изучены остатки листьев двух однодольных лиан из коллекции, собранной у с. Бурсук близ г. Каменки из отложений нижнего сармата, охарактеризованных бугловской фауной моллюсков и содержащих многочисленные остатки семян и плодов. Описана новая разновидность — *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* A. Stephyrtza и новый вид *Dioscorea* — *D. moldavica* A. Stephyrtza.

Описываемые остатки листьев происходят из богатого местонахождения бугловской флоры с. Бурсук, которое расположено примерно в 10 км к югу от г. Каменки.

Флора с. Бурсук известна по результатам исследований ископаемых плодов и семян, проведенных А. Г. Негру (1966, 1967, 1969). Послойное описание разреза местонахождения опубликовано в работе В. С. Саянова, В. Х. Рощка и Ф. С. Перес (1962). Флороносный слой (№ 15) на основании фауны моллюсков, содержащихся выше и ниже, а также в самом слое указанные авторы относят к нижнему горизонту нижнего сармата. Порода, заключающая растительные остатки, представляет собой тонко-слоистые плитчатые глины темно-серого цвета. В этой же породе наряду с растительными остатками встречаются раковины *Cardium* ex gr. *plicatum* Echw., *Maestra* (*Sarmatimaestra*) *eichwaldi* Lask., *Acteocina* (*Acteocina lajonkaireana* Bast.), *Amnicola* sp. и пресноводных гастропод.

Первые сборы из этого местонахождения провел в 1965 г. А. Г. Негру, собравший большую палеокарпологическую коллекцию и около 80 остатков листьев. Последние были любезно предоставлены А. Г. Штефырца. В течение 1967 и 1968 гг. ею произведены массовые сборы остатков листьев, составившие в целом около 800 экземпляров. Листья сохранились в виде бурых, реже желтых фитолейм, отшелушивающихся при высушивании, при этом обнажается неясный отпечаток или пустая порода. Поэтому для сохранения фитолейм на породе образцы были покрыты нитролаком.

Как показывают предварительная обработка материала, а также палеокарпологические исследования, проведенные А. Г. Негру, флора Бурсука по систематическому составу и экологическим особенностям очень своеобразна, она характеризуется большим видовым разнообразием и малой общностью видового и даже родового состава с близкими по территории и возрасту известными до настоящего времени неогеновыми флорами СССР: Наславчи, Гидигича, Крынки, Амвросиевки, Пистинки, Мышина, Вербовца и Кортумовой.

Очень интересно наличие во флоре Бурсука двух видов лиан из однодольных. Принадлежат к разным родам — *Smilax* и *Dioscorea*, — они дают конвергентные листовые формы и обнаруживают в своей характеристике и сходства, и различия. Обе лианы представлены новыми таксонами — *Smilax* новой разновидностью *S. sagittifera*, а *Dioscorea* — новым видом

D. moldavica, описание их приводится ниже. Сходство их заключается в том, что оба принадлежат к крупным родам, насчитывающим каждый около 300 видов, подавляющее большинство которых распределено в тропиках и субтропиках. Сходство усиливается тем, что оба установленные ископаемые вида обнаруживают родственные связи с видами секций, образующих северную границу распространения указанных родов и заходящих в теплоумеренные области. Обнаруживая сходство также и по жизненной форме (оба являются лианами), они в этом отношении проявляют и различия: *Smilax* — это небольшой кустарник, а *Dioscorea* — травянистое растение. Наибольшее различие проявляется в их экологии: если *Dioscorea moldavica* проявляет наибольшее сходство с *D. quinqueloba* Thunb. и *D. caucasica* Lipsky, обитающими в мезофильных лесах, то установленная разновидность *Smilax sagittifera* обнаруживает большое морфологическое сходство с *S. aspera* L. — видом, характерным для маквиса. Различна также их роль во флоре Бурсука — *D. moldavica* представлена только двумя, а *Smilax* — 25 отпечатками. И, кроме того, *S. sagittifera* и даже новая ее разновидность известны из многих точек за пределами Молдавии, тогда как *Dioscorea moldavica* пока не обнаружена нигде, кроме Бурсука, и вообще находки рода *Dioscorea* очень редки. На принадлежность описанных отпечатков к роду *Dioscorea* указала Т. Н. Байковская, за что авторы приносят ей свою благодарность.

Сем. *Smilacaceae*

Smilax sagittifera Heer var. *aculeata* A. Stephyrtza var. nov.

Табл. I; табл. II, 2—7; рис. 1, 2.

- 1929. *Smilax aspera* L., Stojanoff und Stefanoff, Pliozänflora von Sofia, p. 28, t. V, fig. 13.
- 1936. *S. aspera* L., Pop., Flora pliocenica dela Borsec, p. 41, t. V, fig. 1, 2.
- 1954. *S. aspera* L., Колаковский, Плиоценовая флора Меоре-Атара, стр. 222, табл. II, фиг. 5—7.
- 1957. *S. aspera* L., Колаковский, Первое дополнение к Кодорской плиоценовой флоре, стр. 242, табл. I, фиг. 6—7.
- 1957. *Smilax* sp. I и II, Колаковский, *ibidem*, табл. I, фиг. 5 и табл. I, фиг. 8.
- 1957. *Smilax obtusifolia* auctorum non Wessel, Колаковский, *ibidem*, табл. I, фиг. 9.
- 1959. *S. aspera* L., Колаковский, Второе дополнение к Кодорской плиоценовой флоре, стр. 214, табл. I, фиг. 4—6, 9.
- 1964. *S. aspera* L., Колаковский, Плиоценовая флора Кодора, стр. 33, табл. IV, фиг. 1—13.
- 1968. *S. aspera* L., Пашков, Виды *Smilax* L. в сарматской флоре р-на г. Крымска, стр. 14, рис. 2.

Диагноз: Листья с шипиками по краю и тонкими жилками первого порядка.

От *Smilax sagittifera* var. *sagittifera* отличается присутствием шипиков, меньшим размером листьев, а от современного *S. aspera* L. более нежной консистенцией листьев, более тонкими жилками первого порядка и меньшим числом базальных жилок.

Голотип разновидности: Коллекция № 1, образец № 4, нижний сармат с. Бурсук, хранится в Ботаническом саду АН Молдавской ССР.

Лектотип вида: Отпечаток листа из н. сармата Энингена (Heer, 1855, p. 82, t. 30, fig. 7a).

Исследованные отпечатки №№ 3—27.

Различаясь сильно по форме и размерам, листья очень сходны по жилкованию: от основания пластинки отходят две, реже три пары дугообразных базальных жилок, из которых две внутренние достигают кончика листа, а наружная заканчивается ниже середины листа. Из внутрен-

них базальных жилок пара, расположенная ближе к главной, немного тоньше ее, отходит под углом $40-45^\circ$, а следующая, еще более тонкая, отходит почти под прямым углом. Жилки наружной пары, если они имеются, отходят от главной под углом более чем 90° , идут параллельно краю, затем, сильно изгибаясь в сторону лопастей, поднимаются вверх и заканчиваются в средней части листа. Вторичные жилки, отходящие от главной, — тонкие, слегка извилистые, простые или разветвленные. Они соединяются между собой петлевидно и дают в то же время ответвления, достигающие внутренней пары базальных жилок. Вторичные жилки, отходящие от базальных, в верхней части листа редкие, почти перпендикулярны им, а в нижней — довольно частые, параллельные нижнему краю лопастей. Третичные жилки выражены отчетливо; соединяясь между собой, они образуют большей частью неправильные петли, вытянутые в нижней части листа поперек, а в верхней части — вдоль главной жилки. Внутри этих петель видны еще более тонкие жилки, имеющие простые или разветвленные окончания. Основание листа варьирует от широко-выемчатого до почковидного. Верхушка листа имеет различную форму, заканчивается более или менее выраженным шиповидным окончанием, край с короткими шипиками, и лишь на немногих отпечатках они не сохранились.

По форме изучаемые листья образуют две группы: а) узкие стреловидные или копьевидные (табл. I, 1—6; табл. II, 2, 3; рис. 1);¹ б) широкие сердцевидные (табл. I, 7—9; табл. II, 4—7).

Стреловидные или копьевидные листья представлены 20 отпечатками (№№ 3—22), из них почти полными являются №№ 4, 6, 8, 13, 14, 17, 19 (табл. I, 1, 3, 7; рис. 1, 1, 2, 6, 14—18); отпечаток № 5 изображен на табл. I, 5, 6, № 3 — на табл. II, 2, 3, остальные — на рис. 1. Размеры листьев колеблются от 2 до 4.5 см в длину. Ширина цельной части листа меньше его длины в 4—5 раз, изредка в 2 раза (рис. 1, 12). Исследованные отпечатки листьев образуют ряд переходов от стреловидных листьев с глубоковыемчатым основанием (рис. 1, 1) до копьевидных с клиновидным основанием (рис. 1, 18). Верхушка листа постепенно (рис. 1, 2, 15, 17) или более резко суживающаяся (рис. 1, 5, 6) с притупленным кончиком. Лопастни изменяются от относительно широких, почти равных по ширине цельной части листа, до узких, с шириной, в 2 раза уступающей ширине цельной части листа; лопастни могут быть направлены сильно косо вниз (рис. 1, 4) или почти горизонтально (рис. 1, 12, 17). Главная жилка хорошо различима на всех отпечатках, у большинства листьев видна одна внутренняя пара базальных жилок (рис. 1, 7, 9—13, 16), на некоторых видны две пары (рис. 1, 1, 2, 8, 18), и лишь на двух отпечатках сохранилась и третья — наружная пара базальных жилок (рис. 1, 3, 4). По краю листа на большинстве отпечатков местами сохранились острые, до 1 мм в длину шипики. В целом эта группа листьев характеризуется узкой и длинной цельной частью листа, кроме отпечатка 15 (рис. 1, 12), который отнесен все же к этой группе по форме лопастей и величине листа.

Широкие сердцевидные листья представлены в коллекции пятью почти полными отпечатками (отп. 23—27, табл. I, 7—9; табл. II, 4—7; рис. 2). Длина листа от 3.3 до 4.5 см. Ширина цельной части в 1.8, реже в 2 раза меньше длины листа. Основание варьирует от слегка сердцевидного до почковидного (рис. 2, 4). Верхушка тупая (рис. 2, 3), иногда с насаженным острием (табл. II, 5, 7; рис. 2, 1, 2), оно выражено и у отп. 26, однако лежит в иной плоскости, чем остальной отпечаток, почему и не изображено на рисунке (рис. 2, 4). Лопастни относительно короткие, широкие, тупые. Они могут быть направлены лишь слегка (рис. 2, 1, 2) или очень сильно косо вниз (рис. 2, 3), а иногда даже смыкаются краями друг с другом (рис. 2, 4). Выемка между лопастями и

¹ Рисунки выполнены А. Г. Штефырца методом обводки фотографии под бинокляром (Ильинская, 1964 г.).

цельной частью листа более или менее выражена. Жилки всех порядков хорошо видны на отп. 23 (табл. I, 7—9) и на отп. 25 (табл. II, 6, 7), а на остальных различаются только базальные жилки.

По общей форме листа, по форме основания и верхушки, по числу жилок и характеру их ветвления описываемые отпечатки очень близки к отпечаткам *Smilax sagittifera* var. *sagittifera*, описанным Гантке из нижнего сармата Энингена (Hantke, 1954). Общими признаками для исследованных отпечатков и для листьев *S. sagittifera* var. *sagittifera* являются:

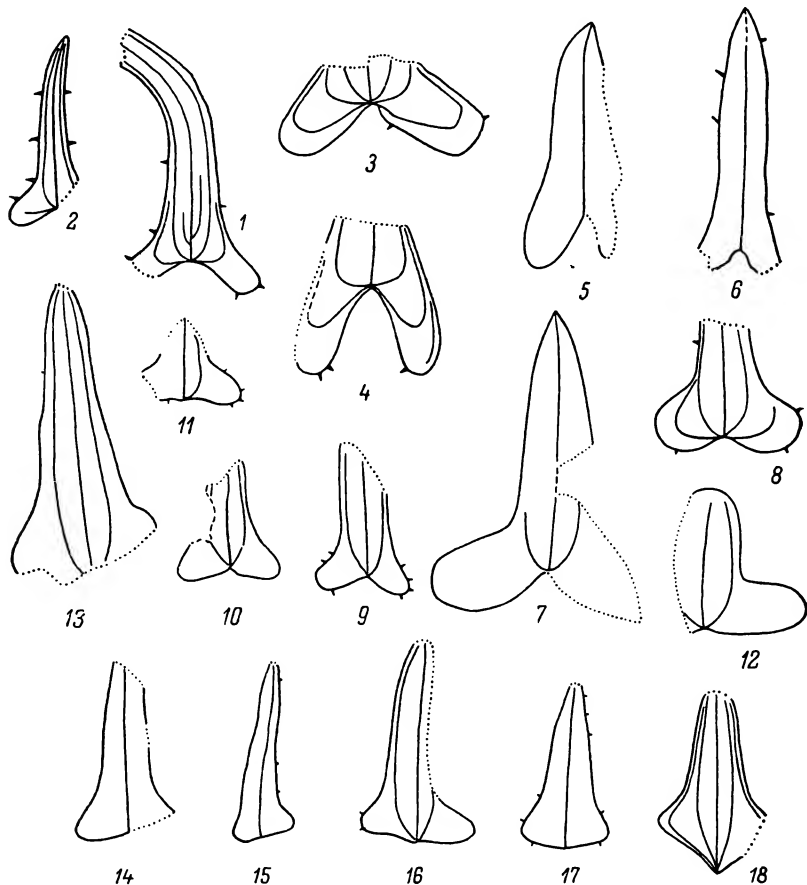


Рис. 1. Стреловидные и копьевидные листья *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* A. Stephyrtza, var. n. Увел. 0.9.

1—10 — стреловидные листья; 1 — голотип разновидности отп. 4; 2 — отп. 6; 3 — отп. 22; 4 — отп. 10; 5 — отп. 7; 6 — отп. 8; 7 — отп. 21; 8 — отп. 9; 9 — отп. 11; 10 — отп. 12; 11—15 — листья переходной формы от стреловидных к копьевидным; 11 — отп. 20; 12 — отп. 15; 13 — отп. 16; 14 — отп. 17; 15 — отп. 19; 16—18 — копьевидные листья; 16 — отп. 14; 17 — отп. 18; 18 — отп. 13.

наличие стреловидных и копьевидных узких листьев наряду с широкими сердцевидными, верхушка с насаженным острием, тупо закругленные лопасти, одинаковое количество базальных жилок, довольно тонкие и слабо извилистые вторичные жилки. Однако изучаемые листья отличаются от отпечатков из нижнего сармата Энингена наличием шипиков по краю, несколько меньшим размером и более нежной консистенцией. Совокупность общих и отличительных признаков показывает, что отпечатки нашей коллекции относятся к особой разновидности *Smilax sagittifera* и описывается нами как *S. sagittifera* var. *aculeata*. К этой же разновидности относятся и отпечатки листьев из среднего сармата Крымска (Зап. Предкавказье), понта Кодора, плиоцена Борсека (Румыния), Софии (Болгария), описанные как *S. aspera* L. Отпечатки листьев *S. sagittifera* var. *sagittifera*, кроме н. сармата Энингена, известны из тортона

Локлэ и плиоцена Тосканы. Последнее местонахождение не отмечено в работе Гантке (Hantke, 1954). Таким образом, распространение *S. sagittifera* var. *aculeata* и *S. sagittifera* var. *sagittifera* по возрасту совпадает, а по территории оно различается: первый приурочен к восточному средиземноморью (Молдавия, Зап. Предкавказье и Закавказье, Румыния, Болгария), тогда как область распространения второго лежит западнее (Швейцария, Италия).

Из современных видов к описываемой разновидности наиболее близок *S. aspera* L. s. str. Отпечатки стреловидных и копьевидных листьев сходны с верхушечными листьями *S. aspera*, особенно с экземплярами из

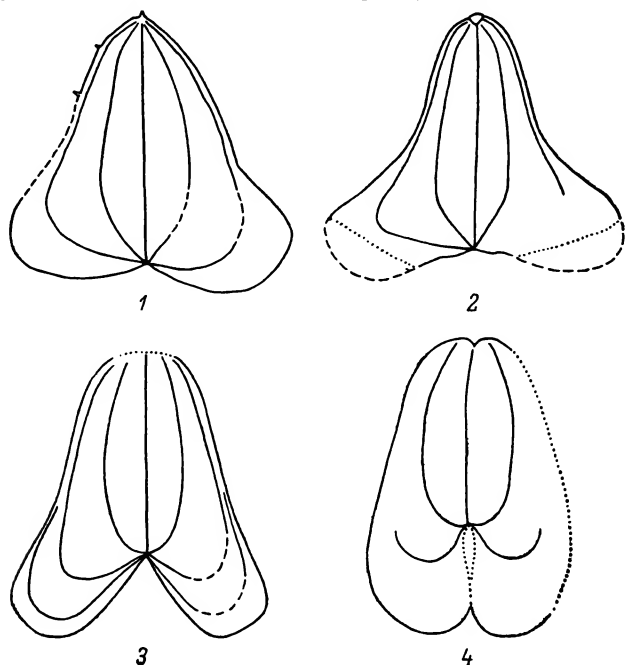


Рис. 2. Почковидные и сердцевидные листья *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* A. Stephyrtza var. n.
Увел. 0.9.

1—3 — сердцевидные листья; 1 — отп. 24; 2 — отп. 25; 3 — отп. 26; 4 — почковидный лист — отп. 26.

Иерусалима (N. Feinbrun, 1933, № 224), от которого отличаются тупой верхушкой, более выраженными лопастями и тонкими базальными жилками. Отпечатки же сердцевидных листьев обнаруживают наибольшее сходство с низовыми листьями того же современного вида. Однако последние имеют более широкую цельную часть листа, острую верхушку и чаще всего большее количество базальных жилок. Сердцевидные листья *Smilax sagittifera* var. *aculeata* имеют также большое сходство с листьями современного *S. aspera* var. *mauritanica* Desf., у которого как низовые, так и верхушечные листья сердцевидные, но они имеют заостренную верхушку и большее число пар базальных жилок. Нужно отметить, что количественное соотношение верхушечных и низовых листьев у *S. aspera* в гербарии соответствуют количественному соотношению отпечатков *S. sagittifera* var. *aculeata* в нашей коллекции. В целом листья *S. sagittifera* var. *aculeata* отличаются от листьев *S. aspera* L., как правило, более нежной консистенцией (о чем свидетельствуют остатки смятых листьев), более тонкими жилками и меньшим числом базальных жилок. Некоторые исследуемые листья по отдельным признакам обнаруживают сходство с листьями других современных видов рода *Smilax*, совпадая по основным диагностическим признакам со всеми остальными листьями *S. sagittifera*, почему они и отнесены к последнему виду. Широкий сердцевидный лист (отп. 24, табл. II, 4, 5; рис. 2, 1) сближается по форме и консистенции

с листьями кавказского вида *S. excelsa* L., однако отличается от них менее сердцевидным основанием, которое не низбегаёт на черешок, тупой верхушкой и более близким расположением верхней пары базальных жилок к главной. Отпечаток копьевидного листа обр. 13 (табл. I, 3, 4; рис. 1, 18) с двумя парами базальных жилок проявляет сходство по форме, количеству жилок и отсутствию шпиков с некоторыми листьями современных североамериканских видов *S. auriculata* Walt. и *S. tamnoides* L. Но от листьев *S. auriculata* из Флориды (Florida, A. H. Curtiss, № 2864) он отличается узким клиновидным основанием, узкими лопастями, занимающими небольшую часть всей длины листа, слегка выраженной выемкой между лопастями и основанием, более широкой и короткой цельной частью листа. Листья *S. auriculata* имеют округло-клиновидное основание, широкие и округлые лопасти, занимающие нижнюю треть пластинки, узкую и длинную цельную часть листа. От листьев *S. tamnoides* из Каролины (Carolina, Beyrich, 1834 г.) этот же лист отличается также узкими лопастями, занимающими небольшую часть всей длины листа, слегка выраженной выемкой между лопастями и основанием, в то время как у *S. tamnoides* лопасти широкие, округлые, без выемки между лопастями и основанием, а сами лопасти занимают почти половину длины листа.

Современный *S. aspera* L. — это вечнозеленая кустарниковая лиана, распространенная от Канарских островов до Индии. Является типичным компонентом маквиса (Ильинский, 1937; Krüssmann, 1962).

В литературе имеются указания на остатки листьев, которые сближались также со *S. aspera*. Однако все они отличаются довольно резко как от исследованных, так и от отпечатков *S. sagittifera* var. *sagittifera*. *S. hastata* (Brongn.) Sap. из верхнего олигоцена Армиссана, отнесенный Броньяром к роду *Smilacites* (Brongniart, 1828, p. 45, t. 3, fig. 8), по форме несколько сходен с узкими, стреловидными листьями нашей коллекции, но отличается от них более сильно дуговидно изогнутой верхней парой базальных жилок, проходящей далеко от края (у всех отпечатков из Бурсука, а также у современных листьев *Smilax aspera* верхняя пара базальных жилок проходит вверх на очень близком расстоянии от края), кроме того, отпечаток из Армиссана отличается более мелкими ячейками, образованными жилками второго и третьего порядка, а также отсутствием шпиков по краю.

Отпечаток листа из н. олигоцена Экса, описанный Сапорта под названием *S. philibertii* Sap. (Saporta, 1888, t. 8, fig. 13), также проявляет некоторое сходство по форме с узкими стреловидными листьями *S. sagittifera* var. *aculeata*, но резко отличается от последних отсутствием шпиков, очень тонкими базальными жилками, которые несколько ниже середины петлевидно соединяются с вторичными. У *S. praeaspera* Andreánszky, установленного Андреанским из н. сармата Венгрии (Andreánszky, 1959, а, б, p. 182, t. LVIII, fig. 5), ни одна пара базальных жилок не доходит до верхушки листа. *Smilacites sagittata* Ung. из сармата Паршлуга (Unger, 1847, p. 129, t. X, fig. 4), поставленный Геером (Heer, 1855) в синоним к *S. sagittifera*, еще более резко отличается от описанной разновидности, особенно по характеру жилок. У отпечатка из Паршлуга все три пары базальных жилок теряются вблизи края листа ниже середины. По-видимому, листья *S. hastata* из Армиссана, *S. philibertii* из Экса, *S. praeaspera* из Венгрии, а также *Smilacites sagittata* из Паршлуга не относятся к роду *Smilax*.

Сем. *Dioscoreaceae*

Dioscorea moldavica A. Stephyrtza, sp. n.

Табл. II, 1; рис. 3, 1, 2.

Листья широко-яйцевидные или дельтоидные, с более или менее глубоко или широковыемчатым основанием, постепенно суженной, острой верхушкой. Край листа цельный, слегка волнистый или в нижней трети с 2—3 крупными тупыми зубцами. От основания листа отходят семь почти одинаковых по толщине жилок,

из которых только три доходят до верхушки листа. Жилки второго порядка намного тоньше главных, очередные, отходят от главной почти под прямым, а от базальных под более острым углом. Данный вид наиболее близок к современным *D. quinqueloba* Thunb. и *D. caucasica* Lipsky.

Голотип: Коллекция № 1, отпечаток № 1, нижний сармат с. Бурсук; хранится в Ботаническом саду АН Молдавской ССР.

Исследованные отпечатки: 1, 2.

Голотип — широко-яйцевидный лист (табл. II, 1; рис. 3, 1) около 5 см дл. и 4.4 см шир., с глубоковьемчатым основанием, постепенно суживающейся, острой верхушкой и цельным, слегка волнистым краем. Главная жилка почти прямая, к верхушке постепенно утончающаяся, по толщине в нижней части почти не отличается от базальных. Базальные жилки в числе трех пар в разной степени дугообразно изогнутые, из них только жилки внутренней пары достигают верхушки, проходя близко к краю листа. Жилки следующей пары подходят к краю листа в его средней части и дальше, истончаясь до толщины вторичных жилок, идут вдоль края до самой верхушки листа. Жилки третьей — наружной пары подходят близко к краю несколько выше основания и соединяются петлевидно с соседней парой. От основания этой пары ответвляются две тонкие жилки, которые, слегка отгибаясь вниз, идут вдоль края основания. Жилки верхней пары образуют с главной угол 35° , следующей — 60° , а наружной пары — более 90° . Вторичные жилки, отходящие от главной, намного тоньше ее, очередно расположенные и слегка извилистые. В верхней части пластинки они образуют с главной жилкой более открытый угол, чем в нижней. Вторичные жилки, отходящие от базальных, также тонкие, слегка извилистые, очередные, часто дихотомируют. Жилки третьего порядка очень тонкие и, соединяясь между собой, образуют ячейки разной величины, заметные только местами.

Второй лист — дельтоидной формы (рис. 3, 2) около 6.8 см дл. (дл. главной жилки 5.6 см) и 5.5 см шир. Выше трети листа ширина достигает 3 см, пластинка постепенно суживается в острую верхушку. Основание широковьемчатое. В нижней части лист крупнозубчатый, причем на левой половине имеются три зубца, а на правой только два. Зубцы широкие, короткие, тупые и только нижний зубец на правой половине узкий и острый. Выемки между зубцами широкие, тупые и не очень глубокие. Их стороны образуют угол около 120° . Из трех пар базальных жилок до верхушки доходит лишь одна внутренняя пара, а остальные две направляются в зубцы, но, не достигая их верхушки, примерно с середины заметно утончаются и разветвляются. Разветвления прослеживаются вдоль края и петлеобразно соединяются с вторичными. Вторичные жилки, отходящие от главной, очень тонкие, извилистые, довольно редкие, очередно расположенные. Часть из них достигают внутренней пары базальных жилок, а часть разветвляются и, соединяясь между собой, они образуют крупные петли. Вторичные жилки петлевидно соединяются и дают тонкие ответвления к краю листа. Третичные жилки не видны. На поверхности листа выявляются многочисленные черные точки, по-видимому, волоски или железки.

В ископаемом состоянии остатки листьев, близкие к роду *Dioscorea*, известны из палеоцена Франции, олигоцена Венгрии и олигоцена — миоцена ФРГ. С отпечатками из Бурсука описанные листья проявляют сходство лишь по отдельным признакам или вообще не обнаруживают сходства.

По форме и количеству жилок отпечаток-голотип обнаруживает сходство с *Smilacites lyelli* Watel. из палеоценовых отложений Белло (Франция). Ватле изобразил три отпечатка, из которых два слишком фрагментарны. Голотип из Бурсука отличается от отпечатка *Smilacites lyelli* Watel. (Watelet, 1866, t. 19, fig. 1) меньшим размером листа, более узкой и постепенно суживающейся пластинкой, глубоковьемчатым основанием, более дуговидной верхней парой базальных жилок, вторичными жилками, отходящими под более острым углом. Фрицель (Fritel) перевел *S. lyelli* в род *Dioscoroides* и добавил к этим остаткам и новые находки, одна из которых изображена Вейландом (Gothan u. Weyland, 1964, p. 402, fig. 278b). От голотипа *D. moldavica* (табл. II, 1; рис. 3, 1) отпечаток, изображенный у Вейланда, отличается значительно более крупным размером, очень широкой пластинкой листа, резко суживающейся в верхней части, широковьемчатым основанием, более волнистым краем, утолщенными в основании базальными жилками, отходящими из разных точек. В целом *Dioscorea moldavica* отличается от *Dioscoroides lyelli* (Watel.) Fritel меньшим размером листа, менее широко- или глубоковьемчатым основанием, постепенно суживающейся пластинкой листа, менее волнистым краем, наличием зубцов в нижней трети листа, меньшим расстоянием между главной и верхней парой базальных жилок по сравнению

с расстоянием между базальными. По форме и расположению зубцов *D. moldavica* ближе к *D. quinqueloba*, тогда как *Dioscoroides lyelli* ближе к *D. caucasica*. Остатки листьев из н. олигоцена Венгрии, описанные Андреанским (Andreánszky, 19596, p. 24, t. III, 15; t. IV, fig. 9) под названием *Dioscoreites giganteus* Andreánszky, по форме также сближаются с голотипом, однако отличаются крупным размером, глубокосердцевидным основанием, широкой, тупой верхушкой, большим количеством жилок (11), степенью дуговидности и ветвистости базальных жилок. Остатки из ФРГ *Dioscoreophyllum* (*Dioscorea*?) *librarenses* Kraeus. et Weyl. (Kräusel u. Weyland, 1954; Weyland, 1957) представлены только дисперсными кутикулами, не позволяющими судить о морфологии листа, однако присутствие у них кустистых волосков Вейланд расценивает как признак, сближающий с *D. batatas* Decne. С родом *Dioscorea* еще связывались

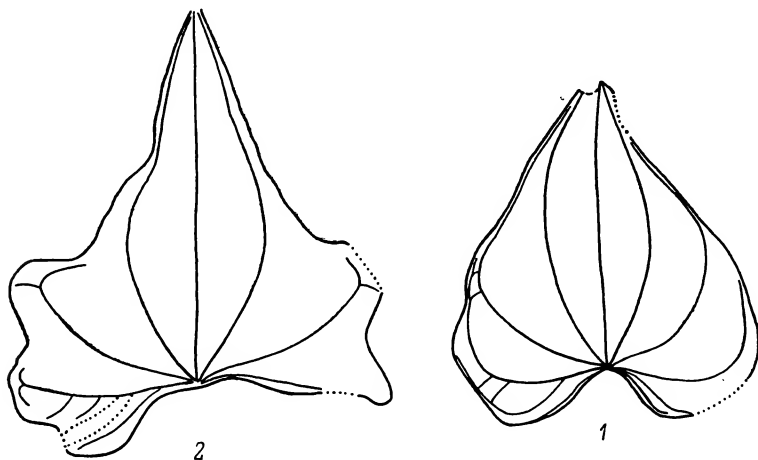


Рис. 3. *Dioscorea moldavica* A. Stephyrtza, sp. n.

1 — голотип — отп. 1; 2 — отп. 2.

остатки из олигоцена Франции — *Dioscorites resurgens* Sap. (Saporta, 1863, p. 42, t. IV, fig. 5), который сближался автором не только с родом *Dioscorea*, но и с родами *Testudinaria* Burch., *Rajania* L.; изображение его дано очень схематично и по нему уточнить родовую принадлежность этого вида не представляется возможным. Не обнаруживают сходства с *Dioscorea* и остатки из мела Сев. Америки, описанные Леккере под названием *Dioscorea*? *cretacea* Lesq. (Lesquereux, 1874, p. 56, t. XXXVIII, fig. 10).

Из современных видов к *D. moldavica* особенно близка *D. quinqueloba* Thunb., произрастающая на островах Сикоку, Хоньшу (центральная часть острова), в Корею и на о. Рюкю. Из рассмотренных 16 гербарных листов этого вида, имеющих в гербарии БИНа, лишь на двух экземплярах встречаются листья, наиболее сходные с ископаемыми. У данного вида преобладают листья с зубцами в нижней части, а цельные листья встречаются редко. Общими признаками для ископаемых и современных листьев являются: широко-яйцевидная или дельтоидная форма листа, глубоко- или широковыемчатое основание, наличие листьев с зубцами в нижней трети листа и одинаковое количество жилок. Однако *D. moldavica* отличается меньшим размером листа, более тупыми и менее выраженными зубцами, меньшим количеством вторичных жилок и меньшей их извилистостью, более широкой цельной частью листа и большим углом между верхней парой зубцов и цельной частью (у современных листьев угол между цельной частью и верхней парой зубцов не более 90°, а у ископаемого экземпляра — голотипа — угол намного больше). Менее сходны описываемые листья с таковыми современного кавказского вида *D. caucasica* Lipsky, у которого встречаются только цельные листья.

К числу общих признаков *D. moldavica* и *D. caucasica* следует отнести: широко-яйцевидную или дельтоидную форму, острую верхушку. Отпечатки нашей коллекции отличаются широко- или широковеерчатым основанием, менее волнистым краем, наличием листьев с крупными тупыми зубцами в нижней трети листа, меньшим числом базальных жилок и более редкими вторичными жилками. Географически наиболее близкий к *D. moldavica* современный вид *D. balcanica* Košanin. Этот вид обнаруживает значительно меньшее сходство, чем *D. quinqueloba* и *D. caucasica*. К числу признаков, сходных с признаками *D. moldavica*, следует отнести дельтоидную форму листа, острую верхушку, одинаковое количество пар базальных жилок. Изучаемые остатки отличаются меньшим размером, широко- или широковеерчатым основанием, наличием зубцов, более короткими ответвлениями третьей — наружной пары базальных жилок, отхождением вторичных жилок под более острым углом.

Указанные современные виды входят в секцию *Macropoda* Uline, включающую 18 видов. Область наибольшего развития ее лежит в Гималаях, Китае, Японии, Корейском полуострове с двумя представителями на Кавказе и в Албании и одним — *D. villosa* L. — в умеренной зоне Северной Америки. С *D. villosa* сравнение нами не проводилось, так как она отсутствует в гербарии БИНа. Характерно, что виды этой секции составляют северную границу распространения обширного, в основном тропического рода *Dioscorea*, в котором насчитывается 400—500 видов. Листья *Dioscorea*, не имеющие зубцов, по форме напоминают листья *Smilax*, отличаясь от последних характером жилкования. Подробно это рассмотрено в работе Лорана (Laurent, 1908 г.).

ЛИТЕРАТУРА

- Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. — Колаковский А. А. (1954). Плиоценовая форма Меоре-Атара. — Колаковский А. А. (1957). Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара). Тр. Сухумск. бот. сада, X. — Колаковский А. А. (1959). Второе дополнение к кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, XII. — Колаковский А. А. (1960). Третье дополнение к кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, XIII. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. — Липский В. И. (1893). *Dioscorea caucasica* (новый вид Кавказской флоры). — Негру А. Г. (1966). О новом местонахождении сарматской флоры в Молдавии. Материалы научной конф. по итогам исслед. работы за 1965 год, Кишинев. — Негру А. Г. (1967). К изучению бугловской флоры Молдавии. Материалы V конф. молодых ученых Молдавии, Кишинев. — Негру А. Г. (1969). О систематическом положении миоценовых остатков *Carpinus* в Молдавии. Бот. журн., 54, 5. — Пашков Г. Д. (1969). Виды *Smilax* L. в сарматской флоре района города Крымска (Западное Предкавказье). В сб.: «Бот. исследования», Ростов-на-Дону, Ростовск. ун-в., 1968. — Саянов В. С., В. Х. Рощка, Ф. П. Перес. (1962). Опыт сопоставления миоценовых разрезов северной части Молдавской ССР по прослоям вулканогенных пород. Изв. АН Молд. ССР, 4. — Andreánszky G. (1959a). Die Flora der Sarmatischen Stufe in Ungarn. — Andreánszky G. (1959b). Contributions á la connaissance de la flore de l'oligocene inférieur de la Hongrie et un essai sur la reconstitution de la flore contemporaine. Acta botanica. Separatum, vol. V. Budapest. — Brongniart A. (1828). Notice sur les plantes d'Armissan, pres Narbonne. Annales des sciences naturelles, XV, Paris. — De Candolle A. (1878). Monographiae phanerogamarum, I. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, II. — Gaudin C. T. et C. M. Stozzi. (1858). Mémoire sur quelques gisements de feuilles fossiles en Toscane. Neue Denkschr. Schweiz. Gesellsch. d. Naturforsch., XVI. — Gothan W. u. H. Weyland (1964). Lehrbuch der paläobotanik. — Givulescu R. (1960). Neue Untersuchungen über die Pflanzenführenden Mergel von Cheghie (Bez. Oradea — Grosswardein — Rumänien). Acta botanica, VI, 1—2, Budapest. — Hantke R. (1954). Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger Fundstelle Schrotzburg. Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesellsch., LXXX, 2. — Heer O. (1855). Flora tertiaria helvetiae, 1. — Knuth R. in A. Engler. (1924). Das Pflanzenreich. LXXXVII. — Kräusel R. u. H. Weyland. (1954). Kritische untersuchungen zur kutikularanalyse tertiärer blätter. II. Palaeontographica, LXXXVI., abt. B. — Krüssmann G. (1962). Handbuch der Laubgehölze. II. — Laurent L. (1908). Flore plaisanciennne des argiles cineritiques de Niac (Cantal). Ann. Mus. Hist. Nat. de Marseille, Geologie, XII. — Lesquereux L. (1874). The cretaceous flora. Contributions to the fossil flora of the Western territories, part I. Report of the United States Geological Survey of the territories, VI. — Pax E. in Engler A. u. Prantl. (1888). Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 5. — Pop E. (1936). Die pliozäne Flora von Borsec. Univ. Cluj (Klausenburg), Fac. Stiinte. — Saporta G.

(1863). Etudes sur la végétation du sud-est de la France a l'époque tertiaire. Ann. des Sci. Nat., sér. IV, XIX. — Stefanoff B. u. N. Stoianoff. (1929). Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora der Ebene von Sofia. Zeitschrift Bolgar. Geol. Gesellsch., II, 3. — Unger E. (1847). Chloris protogaea. — Watelet A. (1866). Description des plantes fossiles du bassin de Paris. — Weyland H. (1957). Kritische untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter. III. Paleontographica, 103, B., Lief. 1—3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 VIII 1969).

SUMMARY

The studied remains of leaves of two monocotyledon lianas are a part of a large collection of specimens from the Lower Sarmatian deposits in the environs of the village Bursuk characterized by the Buglovian fauna of molluscs and containing numerous remains of seeds and fruits. The genus *Smilax* is represented by a new variety, *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* A. Steph., while the genus *Dioscorea* is represented by a new species, *Dioscorea moldavica* A. Steph. Both these fossil plants are the species belonging to the sections distributed along the northern limit of the areas of these virtually subtropical—tropical genera. It should be pointed out, however, that, while *Smilax* is obviously allied to the recent species confined to maquis, *Dioscorea* is allied to the species characteristic of mesophilic forests. *Smilax sagittifera* var. *aculeata* belongs to the category of relatively abundant species, whereas *Dioscorea moldavica* is a rare species.

УДК 581.821 : 582.46/113.6-+(113.5) (571.17)

Л. В. Глухова

ЭПИДЕРМАЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ РАННЕПЕРМСКИХ И
КАМЕННОУГОЛЬНЫХ *RUFFLORIA* КУЗБАССА

С 4 рисунками и 1 таблицей рисунков

L. V. G L U K H O V A. ON THE EPIDERMAL STRUCTURE OF THE EARLY PERMIAN
AND CARBONIAN REPRESENTATIVES OF *RUFFLORIA*
FROM THE KUZNETSK COAL BASIN

Автору удалось получить препараты кутикулы с листьев *Ruffloria* из верхнебалахонских отложений Кузбасса. Полученные материалы показали, что эпидермальные структуры балахонских и верхнепермских руфлорий довольно сильно отличаются по характеру строения и заложения дорсальных желобков. Сравнение верхнебалахонских и еще более древних руфлорий позволяет сделать вывод, что микроструктура листа *Ruffloria* сформировалась уже в средневерхнекаменноугольное время и что, возможно, корни этого рода уходят в глубь нижнего карбона.

Описаны три новых вида *Ruffloria*.

Род *Ruffloria*, относимый к кордаитовым, является одним из наиболее характерных растений в позднепалеозойской флоре Северной Евразии. Он появляется в конце раннего карбона и со среднего карбона получает широкое распространение в основных угленосных бассейнах этой территории. Виды рода *Ruffloria* часто доминируют в руководящих фитостратиграфических комплексах. Однако в наших знаниях о строении листьев руфлорий есть пробелы. В частности, сравнительно до недавнего времени препараты кутикулы были известны только для позднепермских *Ruffloria*. Микроструктура более древних руфлорий изучалась в отраженном свете или путем приготовления нитроцеллюлозных реплик. Эти методы не всегда дают возможность видеть особенности микроструктуры и проследить изменение структуры листа руфлорий во времени. Не было практически материалов к решению вопроса о том, каким образом вырабатывался столь сильно специализированный тип эпидермальной структуры, не характерный для большинства палеозойских растений.

В процессе изучения листьев кордаитовых из балахонских отложений (средний карбон—ранняя пермь) Кузбасса автором были изготовлены препараты кутикулы из листьев *Ruffloria* (при этом чаще удавалось получить препараты на материале из верхнебалахонских отложений). Особенно хорошей сохранностью отличаются листья из обнажения у Порывайского рудника (Крапивинский район). К сожалению, большая часть препаратов изготовлена из фрагментов листьев и это не позволяет дать установленным видам достаточно полную морфологическую характеристику. Тем не менее пользоваться в этом случае формальной классификацией дисперсных кутикул (Мейен, 1965) нецелесообразно, поскольку остатки листьев, из которых изготовлены препараты, имеют явно кордаитовый облик и достаточно велики, чтобы определить их принадлежность к роду *Ruffloria*. Хотя общее количество видов руфлорий, эпидермис которых может быть изучен, не очень велико, уже сейчас видно их большое разнообразие. Только из одного слоя (обнажение у Порывайского рудника) выделено не менее десяти эпидермальных типов, каждый из

которых рангом не может быть ниже вида. Описания наиболее характерных видов приведены ниже.

Балахонские руфлории заметно отличаются от позднепермских своей эпидермальной структурой. Эти отличия сводятся к следующему.

1. Очень характерным признаком многих древних руфлорий является окаймление дорсальных желобков, кроме папилл, темными сильно кутинизированными тяжами. Эти тяжи выполняют функцию укрепления краев желобка и названы укрепляющими. У позднепермских руфлорий такие образования неизвестны. Среди балахонских руфлорий, из листьев которых были изготовлены препараты кутикулы, пока только один вид, *R. meyenii*, напоминает некоторые руфлории поздней перми. Дорсальные желобки у листьев этого вида не окаймлены кутинизированными тяжами и полностью закрыты плотно смыкающимися папиллами. Необходимо отметить, что данные, полученные по препаратам кутикулы, позволяют однозначно интерпретировать некоторые микроструктурные особенности непосредственно на отпечатках. Это относится, в частности, к признакам присутствия укрепляющих тяжей на отпечатках дорсальных желобков (Глухова, 1969).

2. По-иному происходит заложение желобков. У позднепермских руфлорий побочные клетки устьиц в закладывающемся желобке узкие, вытянутые в длину, в то время как у балахонских устьица в самом начале желобка имеют нормальный вид. Структура устьичной полосы в основании дорсальных желобков балахонских руфлорий очень напоминает таковую у *Cordaites*. Возможно, это является свидетельством связи предковых форм *Rufloria* с *Cordaites*.

Сравнение верхнебалахонских и нижнебалахонских руфлорий, имеющих укрепляющие тяжи, показывает, что микроструктура листьев *Rufloria* вполне сформировалась уже в раннебалахонское (среднепозднекаменноугольное) время. Из листьев более древних (намюрских) руфлорий (найденных в острогской свите Кузбасса) получить препараты кутикулы пока не удалось. Интересно, что при изучении в отраженном свете микроструктуры этих наиболее древних руфлорий не удается обнаружить заметных отличий их от нижнебалахонских представителей рода. По-видимому, род *Rufloria* своими корнями уходит еще дальше в глубь карбона.

В работе были использованы материалы личных сборов автора в Крапивинском районе Кузбасса и переданные С. В. Мейеном и С. В. Суховым коллекции из разных районов Кузбасса. Автор выражает искреннюю благодарность этим лицам за предоставление коллекций, а С. В. Мейену — за ценные консультации.

Rufloria poryvaica Gluchova sp. n.

Таблица, 1, 2

Г о л о т и п. Геологический институт АН СССР, № 3767/5, отп. 2. Правый берег р. Томи, выше устья р. Громотухи, рудник Порывайский, ниже пласта Порывайского; ранняя пермь, ишановская свита.¹

Д и а г н о з. Листья гипостомные. Верхняя эпидерма состоит из прямых правильных рядов прямоугольных клеток. Периклиналинные стенки клеток не орнаментированы. Нижняя эпидерма кутинизирована неравномерно. Клетки большей частью изометричные, бочонковидные, округломногоугольные, трапециевидные. Непосредственно под жилками 2—3 ряда узких длинных клеток. Многие клетки с небольшими папиллами. Папиллы срединные, краевые, или в отдельных случаях располагаются над границами между клетками. Дорсальные желобки полуоткрыты, окаймлены сильно кутинизированными тяжами и длинными приостренными папиллами (волосками). Устьица моноциклические, продольно ориентированы, образуют не менее двух рядов. Замыкающие клетки погруженные, окружены 6—8 побочными клетками (две пары латеральных и по одной или по две полярных у каждого полюса). Внешнее отверстие устьиц продолговато-эллиптическое; соседние устьица имеют общие побочные клетки.

О п и с а н и е. Кутикулы описываемого вида получены из небольших обрывков листьев. Голотип (рис. 1, а) представляет собой среднюю часть довольно крупного

¹ Видовое название *poryvaica* — от рч. Порывайки.

листа. Фитолейма обращена к наблюдателю нижней поверхностью. Хорошо видны клетки и многочисленные папиллы. Дорсальные желобки довольно узкие, часто заполнены породой. На отдельных участках желобки свободны от породы, и при большом увеличении ($\times 50$) по краю желобков видны тонкие валики, возможно, соответствующие укрепляющим тяжам. Жилки на фитолейме не выражены. На 0.5 см ширины листа насчитывается 6—7 жилок. На отпечатке верхней поверхности никаких деталей микроструктуры не сохранилось, поверхность гладкая.

Кутикула верхней эпидермы сохранилась плохо. Клетки собраны в правильные продольные ряды. Боковые стенки клеток, расположенных в одном ряду, образуют непрерывную почти прямую линию. Полярные стенки клеток не сохранились. Клетки верхней эпидермы не орнаментированы.

Клетки нижней эпидермы кутиinizированы неравномерно. На темной плотной кутикуле выделяются светлые более тонкие участки или отдельные клетки (см. таблицу, 1, 2). В очертании клетки субизометричные, бочонковидные, округломногоугольные, реже другой формы. Под жилками 2—3 ряда более узких удлинённых клеток. Размеры клеток приведены в табл. 1. Многие клетки (более 50%) имеют небольшие округлые папиллы, расположенные в центре, или, что чаще, сдвинутые

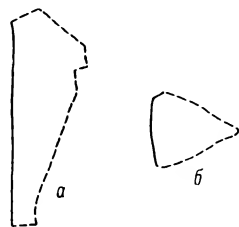


Рис. 1. Очертания
листьев *Rufloria*
poryvaica sp. n.

а — голотип
№ 3767/5-2; б —
экз. № 3767/12-1.

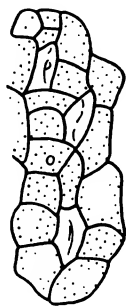


Рис. 2. Нижняя эпи-
дерма и устьица
в раскрывшемся дор-
сальном желобке *Ru-
floria poryvaica* sp. n.
Экз. № 3767/12-2.

к той или другой полярным стенкам. Иногда папиллы располагаются над границами между клетками. Часто папиллы оказываются оборванными при раскалывании породы, при этом в кутикуле остаются округлые отверстия. Переход к дорсальному желобку резкий (табл. 1), т. е. характер расположения папилл, их густота и размеры вблизи дорсального желобка не меняются. Желобки окаймляются темными сильно кутиinizированными тяжами. По краю желобка видны длинные (до 75—80 μ) папиллы (волоски), направленные во внутрь желобка, но чаще папиллы маскируются темными тяжами. Через полуоткрытые желобки видны ряды устьиц. На одном из обрывков кутикулы (см. таблицу, 2) наблюдается заложение дорсального желобка. Желобок начинается одним рядом устьиц, примерно через четверть миллиметра вверх по листу добавляется второй ряд. Устьица заключены между обычными эпидермальными клетками, не имеющими крупных папилл, как у развитых желобков, и расположены с клетками на одном уровне. Устьица моноциклические, замыкающие клетки погруженные. Устьица ориентированы продольно. Число побочных клеток 6—8, две пары латеральных и по одной или две полярных клетки у каждого полюса. В очертании латеральные клетки округленные, полярные более вытянутые. Папиллы на побочных клетках отсутствуют. Внешнее отверстие устьиц продолговато-эллиптическое. В отличие от верхнепермских руфлорий (Мейен, 1966, табл. VII, фиг. 5, табл. X, фиг. 3), где устьица в закладывающемся желобке очень узкие и длинные, у описываемого экземпляра побочные клетки устьиц мало отличаются от клеток в сформировавшемся желобке.

Препарат 3767/12, отп. 1 (рис. 1, б) получен из небольшого обрывка листа. Дорсальные желобки несколько шире, чем у экз. 3767/5, отп. 2, отчетливо видны папиллы на клетках, окаймляющих желобки, и на клетках в пространстве между желобками. Жилки на нижней поверхности фитолеймы намечены тонкими штрихами. На 0.5 см ширины листа насчитывается около 5—6 жилок.

Кутикула верхней эпидермы совершенно аналогична описанной для экз. 3767/5, отп. 2. Сохранность кутикулы нижней эпидермы довольно плохая. Однако можно видеть, что по характеру строения она не отличается, как и верхняя, от кутикулы экз. 3767/5, отп. 2. На одном из обрывков (рис. 2) кутикула разорвана вдоль дорсального желобка, на сохранившейся части видны два ряда устьиц. Устьица моноциклические, ориентированы продольно. Внешнее отверстие округленнопрямоугольное в очертании, с темной полоской устьичной щели. Число побочных клеток 7—8 (по две латеральных клетки с каждой стороны и по одной или по две полярных у каждого полюса). Латеральные клетки округленноквадратные в очертании, полярные —

ТАБЛИЦА 1

Размеры клеток листа *Rufloria poryvaica*,
экз. 3767/5-2

Эпидермальные структуры	Верхняя эпидерма	Нижняя эпидерма
Количество клеток на 0.5 мм длины листа	—	12
Количество клеток на 0.5 мм ширины листа	15—20	16
Минимальная длина клеток	—	37 μ
Максимальная длина клеток	—	60 μ
Минимальная ширина клеток	20 μ	12 μ
Максимальная ширина клеток	32 μ	37 μ
Ширина дорсальных желобков	—	125—220 μ
Расстояния между дорсальными желобками	—	610—520 μ
Латеральные клетки	—	15 $\times$ 20 μ
Полярные клетки	—	10 $\times$ 25 μ
Внешнее отверстие устьица	—	30 $\times$ 12 μ

неправильноокруглые или удлинённые. Побочные клетки кутинизированы сильнее, чем обычные эпидермальные клетки. Папиллы на клетках отсутствуют. Смежные устьица имеют общие побочные полярные клетки или полярная клетка одного устьица является одновременно латеральной клеткой другого. Размеры клеток устьица следующие: латеральные клетки — $15 \times 15 \mu$, полярные — $15 \times 220 \mu$, внешнее отверстие устьица — $15 \times 30 \mu$.

Сравнение. Из верхнебалахонских видов *Rufloria* данный вид можно сравнивать лишь с видом *R. papillosa* sp. n. Общее в строении этих видов — кутинизированные тяжи и крупные папиллы, окаймляющие желобок. Но по характеру кутинизации, своеобразной орнаментации клеток в промежутках между желобками вид *R. poryvaica* четко отделяется от *R. papillosa* и других верхнебалахонских видов.

От позднепермских руфлорий (Мейен, 1966), для которых известны кутикулы, этот (как, впрочем, и большинство балахонских руфлорий) вид отличается гораздо более крупными размерами дорсальных желобков и присутствием кутинизированных тяжей, а также неравномерной кутинизацией и расположением папилл над границами между клетками.

Геологическое и географическое распространение. Ранняя пермь, ишановская свита; Кузбасс, правый берег р. Томи, выше устья р. Громотухи, рудник Порывайский, ниже пласта Порывайского.

Материал. Два экземпляра хорошей сохранности.

Rufloria papillosa Gluchova sp. n.

Таблица, 3—5

Голотип. Геологический институт АН СССР, 3767/26, отп. 8. Правый берег р. Томи, выше устья р. Громотухи, рудник Порывайский, ниже пласта Порывайского; ишановская свита.¹

Диагноз. Листья гипостомные. Клетки верхней эпидермы удлинённые прямоугольные или трапецевидные, иногда несколько расширенные полярно, образуют прямые правильные ряды. Клетки верхней эпидермы не снабжены папиллами. Нижняя эпидерма составлена довольно правильными рядами клеток. Клетки прямоугольные, трапецевидные, веретеновидные, более или менее вытянутые в длину. Каждая клетка снабжена срединной папиллой. Дорсальные желобки полуоткрыты. Вдоль краев желобка проходят сильно кутинизированные тяжи, несколько меняющиеся по ширине. Желобки окаймляются массивными приостренными папиллами (волосками).

Описание. К виду *R. papillosa* относится ряд обрывков верхних частей листьев, с которых были получены препараты кутикулы. Голотип (рис. 3, а) представляет собой обрывок приверхушечной части крупного листа длиной 50 мм и шириной 20 мм. Фитолейма сохранилась небольшими участками. На фитолейме видны

¹ Видовое название *papillosa* — с многочисленными сосочками.

только жилки. На отпечатке нижней поверхности желобки выглядят слабевыпуклыми валиками, покрытыми точечностью — следами от папилл (волосков). Жилки отпечатались гораздо отчетливей, на 0.5 см насчитывается 9—10 жилок. Детали строения кутикулы верхней эпидермы не сохранились. Кутикула нижней эпидермы (см. таблицу, 3) сохранилась лучше. Клетки узкие прямоугольные, трапециевидные, реже бочонковидные и веретенovidные, боковые стенки клеток прямые или выпуклые, полярные — прямые. Соотношение длины и ширины клеток разное, у части клеток длина незначительно превышает ширину, большинство же клеток вытянуто в длину (табл. 2). Каждая клетка снабжена папиллой, расположенной в середине,

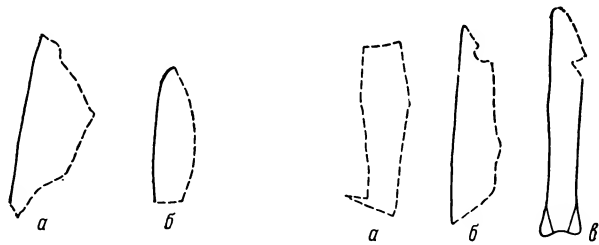


Рис. 3. Очертания
листьев *Rufhoria*
papillosa sp. n.

а — голотип
№ 3767/26-8; б —
экз. — 24/1-1.

Рис. 4. Очертания
листьев *Rufhoria* *mey-*
eni sp. n.

а — голотип № 3767/4-2;
б — экз. № 164/49; в —
экз. № 749/50-1.

но в большинстве случаев сохраняется лишь округлое отверстие от папиллы, оставшейся в породе. Дорсальные желобки полуоткрыты. По краю проходят темные тяжи, кутинизированные сильнее, чем окружающие клетки. Края желобков резко ограничены от окружающих клеток, лишь на ближайших к желобку 1—2 рядах клеток обычного размера папиллы наклонены в сторону желобка. Массивные приотстренные папиллы окаймляют желобок, длина их 50—70 μ . Сквозь папиллы (волоски) просматривается слабо кутинизированное дно желобка.

ТАБЛИЦА 2

Размеры клеток листа *Rufhoria papillosa*
экз. № 3767/26-8

Эпидермальные структуры	Верхняя эпидерма	Нижняя эпидерма
Количество клеток на 0.5 мм длины листа	—	8
Количество клеток на 0.5 мм ши- рины листа	—	30
Минимальная длина клеток . . .	—	37 μ
Максимальная длина клеток . .	—	90 μ
Минимальная ширина клеток . .	—	15 μ
Максимальная ширина клеток . .	—	30 μ
Ширина дорсальных желобков . .	—	180—190 μ

Препарат 24/1, отп. 1 (рис. 3, б), получен из обрывка верхней части листа. Фитолейма обращена к наблюдателю верхней поверхностью. Дорсальные желобки выражены на верхней стороне валиками. На отпечатке нижней поверхности желобки выглядят узкими валиками, покрытыми точечными углублениями от папилл. Между желобками видны узкие бороздки жилок, число их на 0.5 см ширины листа около 9. Как видно из описания, лист этот макроскопически сходен с экз. № 3767/26, отп. 8.

Верхняя эпидерма (см. таблицу, 5) состоит из прямых более или менее правильных рядов прямоугольных, реже — трапециевидных клеток. Боковые и полярные стенки клеток (там, где они сохранились) прямые. Иногда клетки расширяются полярно. Периклиналильные стенки не орнаментированы.

Нижняя эпидерма (см. таблицу, 4) по форме и орнаментации клеток и по характеру структуры дорсальных желобков такого же типа, что у экз. 3767/26, отп. 8. Правда, надо отметить, что у описываемого экземпляра дорсальные желобки несколько уже (110 μ) и папиллы, окаймляющие желобок, короче (30—40 μ).

Сравнение. По характеру строения дорсальных желобков *R. papillosa* может быть сравнена с *R. poryvaica*. Об отличиях этих двух видов было сказано в описании вида *R. poryvaica*. Среди верхнепермских видов

руфлорий (Мейен, 1966) нет ни одного вида, с которым можно было бы сравнить описываемый вид. От всех верхнепермских руфлорий *R. papillosa* отличается другой структурой дорсальных желобков и более крупными размерами как их самих, так и папилл (волосков), а также присутствием кутинизированных тяжей.

Геологическое и географическое распространение. Ранняя пермь, ишановская свита; Кузнецкий бассейн, Крапивинский район.

Материал. Два экземпляра удовлетворительной сохранности. Экз. 3767/26, отп. 8, — голотип; экз. 24/1, отп. 1, Крапивинский район, Нижне-Грязненская разведка, скважина 2к, глубина 196.0 м; ранняя пермь, верхнебалахонская серия.

Rufhoria meyenii Gluchova sp. n.

Таблица, 6—8

Голотип. Геологический институт АН СССР, № 3767/4, отп. 2. Правый берег р. Томи, выше устья р. Громотухи, рудник Порывайский, ниже пласта Порывайского; ранняя пермь, ишановская свита.¹

Диагноз. Листья гипостомные. Верхняя эпидерма составлена удлиненными клетками, собранными в довольно правильные ряды. Боковые стенки клеток прямые или слегка изогнутые. Периклиналильные стенки клеток не орнаментированы. Клетки нижней эпидермы удлиненные (длина значительно превышает ширину), веретеновидные или прямоугольные, с прямыми или слегка изогнутыми боковыми стенками. Клетки образуют более или менее правильные ряды. Многие клетки снабжены небольшими округлыми срединными папиллами. Клетки, несущие папиллы, расширены в средней части. Дорсальные желобки закрыты. Клетки ближайших к желобку 2—3 рядов шире и короче остальных клеток, по форме бочонковидные. Желобки окаймлены массивными округлыми папиллами (волосками), плотно смыкающимися и закрывающими желобок, или в других случаях оставляющими желобок полукрытым.

ТАБЛИЦА 3

Размеры клеток экз. № 3767/4-2

Эпидермальные структуры	Верхняя эпидерма	Нижняя эпидерма
Количество клеток на 0.5 мм длины листа	—	5
Количество клеток на 0.5 мм ширины листа	—	24
Минимальная длина клеток	—	60 μ
Максимальная длина клеток	—	190 μ
Минимальная ширина клеток	18 μ	12 μ
Максимальная ширина клеток	25 μ	36 μ
Ширина дорсальных желобков	—	40—62 μ
Расстояние между дорсальными желобками	—	300—340 μ
Длина папилл (волосков)	—	25—35 μ

Описание. Основой для выделения вида явились несколько неполных листьев, из которых были получены препараты кутикулы. Голотип (рис. 4, а) представляет собой небольшой обрывок листа с фитолеймой, обращенной нижней поверхностью к наблюдателю. Желобки узкие, четко выделяются на фитолейме благодаря заполнившей их серой породе. Жилки не выражены ни на фитолейме, ни на отпечатке верхней поверхности.

Кутикула верхней эпидермы сохранилась плохо. С трудом просматриваются лишь боковые стенки, образующие непрерывные, почти прямые линии для каждого ряда клеток. Полярные стенки клеток не сохранились. Клетки верхней эпидермы не орнаментированы.

Кутикула нижней эпидермы прекрасной сохранности, гораздо тоньше и светлее верхней (см. таблицу, 6). Клетки удлиненные, веретеновидные, сильно оттянутые полярно, иногда прямоугольные, образуют более или менее правильные ряды. Размеры клеток приведены в табл. 3. Около 80% клеток обладают папиллами. Папиллы округлые, рельефные, гораздо более темные, чем окружающая кутикула, располагаются на клетках, расширенных в средней части. Папиллы разбросаны в промежутках между желобками без видимого порядка или на отдельных участках образуют косые ряды.

¹ Вид назван в честь палеоботаника С. В. Мейена.

Дорсальные желобки полностью закрыты. Примыкающие к желобку клетки широкие и короткие, бочонковидные в очертании, с более крупными папиллами. Крупные округлые папиллы, окаймляющие желобок, плотно смыкаются. Иногда сквозь полупрозрачные папиллы просвечивают устьяца, вернее продолговато-эллиптические внешние отверстия устьиц, с темной продольной полоской устьичной щели. Контуры побочных клеток не просматриваются.

ТАБЛИЦА 4
Размеры клеток экз. № 164/49-4

Эпидермальные структуры	Верхняя эпидерма	Нижняя эпидерма
Количество клеток на 0.5 мм длины листа	—	5—6
Количество клеток на 0.5 мм ширины листа	—	26
Минимальная длина клеток	—	65 μ
Минимальная ширина клеток	20 μ	13 μ
Максимальная длина клеток	—	200 μ
Максимальная ширина клеток	35 μ	27 μ
Ширина дорсальных желобков	—	38—75 μ
Расстояние между дорсальными желобками	—	300—370 μ
Длина папилл (волосков)	—	25—30 μ

Препарат 164/49, отп. 4, получен из небольшого обрывка листа руфлории (рис. 4, б). Дорсальные желобки узкие, заполнены породой. Внешне лист очень сходен с голотипом. Некоторое отличие состоит в несколько больших промежутках между дорсальными желобками, чем у голотипа. На отпечатке верхней поверхности детали строения не сохранились. Жилки не выражены ни на фитолейме, ни на отпечатке.

Верхняя эпидерма составлена прямоугольными (полярные стенки не сохранились) клетками. Боковые стенки клеток прямые или иногда изогнутые. Клетки образуют довольно правильные ряды. Периклинальные стенки клеток не орнаментированы.

Нижняя эпидерма (см. таблицу, 8) образована более или менее правильными рядами удлинённых клеток. По форме клетки веретеновидные, слегка расширенные в средней части и заостренные полярно, или прямоугольные, иногда с одной скошенной стенкой. Около 65% клеток снабжены мелкими малорельефными папиллами, хорошо заметными при наблюдении с фазово-контрастным устройством.

Дорсальные желобки закрыты или приоткрыты, иногда заполнены породой. Клетки одного ряда, непосредственно примыкающие к желобку, кутинизированы сильнее остальных клеток и снабжены более крупными папиллами. Желобок окаймляют 1—2 ряда крупных папилл, наклоненных к его осевой части. Устьяца не сохранились. Только в одном случае (см. таблицу, 8) видно устьичное отверстие с продольной полоской щели. Размеры клеток приведены в табл. 4.

Экз. № 749/50, отп. 1, представляет собой нижнюю часть листа с полностью сохранившимся основанием. Основание длинное (рис. 4, б) почти с параллельными краями, довольно широкое, окаймленное. Кайма лишена желобков, вблизи линии обрыва расширяется, линия обрыва — вогнутая кривая. На отпечатке нижней поверхности дорсальные желобки выглядят как узкие рельефные валики с отпечатками папилл. К краям листа отпечатки дорсальных желобков становятся более широкими и менее рельефными. Жилки выражены двойными бороздками только вблизи краев листа. На 0.5 см ширины листа насчитывается 12—13 жилок. Дорсальные желобки, по крайней мере краевые, проходят, по-видимому, почти до линии обрыва. Срединные желобки вблизи линии обрыва маскируются продольной морщинистостью, обязанной своим происхождением гиподермальной ткани.

Фитолейма и противоотпечаток не сохранились, поэтому строение верхней эпидермы неизвестно. Строение нижней эпидермы изучалось по нитроцеллюлозной реплике, полученной с отпечатка.

Клетки нижней эпидермы (см. таблицу, 7) длинные, узкие, веретеновидные, частью прямоугольные. Боковые стенки клеток выпуклые или прямые, клетки часто полярно заострены. Многие клетки снабжены округлыми папиллами.

Дорсальные желобки полностью закрыты крупными папиллами, плотно примыкающими друг к другу. Ширина дорсальных желобков 50—62 μ , расстояние между ними 300—360 μ .

Несмотря на то что строение кутикулы нам неизвестно, полученные с помощью реплики данные о строении дорсальных желобков, форме и орнаментации клеток позволяют довольно уверенно относить этот экземпляр к описываемому виду.

Сравнение. Из всех известных балахонских руфлорий этот вид имеет наибольшее сходство с верхнепермскими руфлориями. Основной признак, который отличает его от балахонских видов и сближает с верхнепермскими — отсутствие кутинизированных тяжей, окаймляющих дорсальный желобок. Ближе всего *R. teuennii* к руфлориям эпидермального типа I (Мейен, 1966, табл. VII, фиг. 6—8, табл. IX, фиг. 8, табл. XII, фиг. 7—10), в который «включены листья с почти полностью закрытыми дорсальными желобками и папиллами, расположенными как на клетках, окаймляющих дорсальные желобки, так и между ними». Отличают *R. teuennii* от этих руфлорий более крупные размеры дорсальных желобков и закрывающих их папилл. Расстояние между дорсальными желобками тоже примерно в 1.5 раза больше у данного вида по сравнению с руфлориями эпидермального типа I.

Геологическое и географическое распространение. Ранняя пермь, ишановская свита; Кузбасс, Крайвинский и Кузедеевский районы.

Материал. 3 экземпляра хорошей сохранности. № 3767/4, отп. 2 — голотип; экз. 164/49, отп. 4 — местонахождение то же, что и голотипа; экз. 749/50, отп. 1 — поздняя пермь, ишановская свита; Кузедеевский район, Тайлепский участок, скважина 543, глубина 83.95—85.95 м.

ЛИТЕРАТУРА

Глухова Л. В. (1969). Значение микроморфологии для систематики рода *Rufhoria*. Палеонтолог. журн., 2. — Мейен С. В. (1963). Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов. Палеонтолог. журн., 3. — Мейен С. В. (1965). О классификации дисперсных кутикул. Палеонтолог. журн., 4. — Мейен С. В. (1966). Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение и стратиграфическое значение). Тр. Геолог. инст. АН СССР, 150.

Институт цветных металлов,
г. Красноярск.

(Получено 31 V 1967).

SUMMARY

First cuticular preparations were made from the fragments of the leaves of Balakhonkian *Rufhoria*. On the basis of epidermal characters three new species are described. Upper Balakhonkian species of *Rufhoria* are compared to the Middle-Upper Carboniferous and Upper Permian representatives of this genus.

УДК 581.321.1 : 582.477

Е. С. Александровский

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧЕК И МИКРОСПОРОГЕНЕЗ
У ВИДОВ *JUNIPERUS*

С 5 рисунками

E. S. ALEXANDROVSKY. DEVELOPMENT OF OVULES AND MICROSPOROGENESIS
IN THE SPECIES OF *JUNIPERUS*

Проведено сравнительное микроскопическое исследование развития мужских и женских шишек у четырех среднеазиатских и двух интродуцированных видов можжевельника. Описаны процессы микроспорогенеза и развития семяпочек. В сроках заложения и дифференциации мужских и женских шишек у разных видов выявлены значительные различия.

Знание биологии развития репродуктивных органов древесных растений важно при постановке генетико-селекционной работы, в практике лесного и сельского хозяйства, при интродукционных работах и акклиматизации растений. Однако для можжевельников этот вопрос изучен весьма слабо, до последнего времени не были выяснены сроки заложения и дифференциации генеративных почек у среднеазиатских можжевельников, а имеющиеся в литературе некоторые сведения отрывочны и противоречивы. Так, по наблюдениям исследователей-лесоводов (Протопопов, 1947; Назаренко, 1958, и др.), мужские и женские шишки у среднеазиатских можжевельников сформировываются осенью в год их заложения и уходят в зиму в готовом к цветению состоянии. С другой стороны, В. М. Джанаева (1959, 1965), Ю. И. Никитинский (1960), У. Н. Нигматов (1960), А. А. Коннов (1963, 1966) отмечают, что мужские шишки сформировываются в конце предшествующего цветению года, а женские — лишь следующей весной, непосредственно перед цветением.

Ход заложения и развития семяпочек и микроспорогенез у среднеазиатских видов можжевельника также были описаны еще недостаточно (Александровский, 1967, 1968).

Данные по этому вопросу для других видов имеются в основном по можжевельникам обыкновенному и виргинскому. Это исследования зарубежных авторов (Kubart, 1905; Noren, 1907; Ottley, 1909; Nichols, 1910; Mathews, 1939, и др.), а также обзорные работы И. Н. Горожанкина, 1895; Р. Пилгера (Pilger, 1926); К. Шнарфа (Schnarf, 1933); Чемберлена (Chamberlain, 1935); А. Л. Тахтаджяна, 1956. В отечественной литературе мы нашли лишь статью В. Г. Рубаник и Т. А. Жеронкиной (1969), в которой приведены результаты исследования морфогенеза шишек (без применения методики цитозембриологического анализа) у можжевельников обыкновенного и виргинского в Алма-Ате.

Нашими исследованиями были охвачены шесть видов можжевельника: четыре среднеазиатских — М. зеравшанский *Juniperus seravschanica* Kom., М. полушаровидный *J. semiglobosa* Rgl., М. туркестанский *J. turkestanica* Kom., М. туркменский *J. turcomanica* B. Fedtsch. и два интродуцированных — М. обыкновенный *J. communis* L. и М. виргинский *J. virginiana* L.

Местные виды мы изучали в их природных зарослях, в архевниках хребтов Копет-Даг, Кураминского и Туркестанского, а интродуцированные — на посадках в коллекциях Дендрологического парка Среднеазиатского института лесного хозяйства и Ботанического сада АН УзССР в Ташкенте.

Сбор материала для эмбриологического анализа по местным видам производился, начиная с июня, через каждые 15 дней, а по интродуцированным — начиная с мая, через каждые 10 дней, круглогодично до начала цветения. Образцы фиксировали по Карнуа и затем обрабатывали по общепринятой цитозембриологической методике.

Исследованные можжевельники являются двудомными, реже однодомными растениями. Заложены зачатков мужских и женских шишек происходит либо на концах молодых олиственных побегов, что характерно для местных видов и *М. виргинского*, либо они являются пазушными, как у *М. обыкновенного*. У *М. туркестанского* наблюдаются одновременно как терминальные, так и пазушные шишки.

При микроскопировании препаратов очень молодых женских шишек видно, что они состоят из зачатков нескольких чешуй, образованных меристематической тканью; в основании их и развиваются семяпочки.

Первым возникает мегаспорангий-нуцеллус. Он появляется в виде небольшого бугорка, состоящего из меристематических клеток, окруженных эпидермисом (рис. 1, 1, см. вкл. в конце номера). Когда бугорок нуцеллуса уже сформировался, вокруг его основания возникает кольцообразное утолщение в форме небольшого валика, зачатка будущего интегумента (рис. 1, 2). Образованный меристематической тканью, клетки которой претерпевают многочисленные митозы, зачаток интегумента растет вверх и при этом постепенно обрастает массивный нуцеллус, а затем суживается над ним в более или менее длинную шейку. Края интегумента на верхушке не срстаются, а образуют здесь типичный для семяпочек можжевельников широкий пыльцевход-микропиле (рис. 1, 3 и 4). Таким образом, развитие семяпочек у всех исследованных видов можжевельника протекает по типу атропных, красинуцеллярных, однопокровных семяпочек.

У растений среднеазиатских видов можжевельника зачатки женских шишек закладываются в начале июня, в год, предшествующий году цветения. Развитие их происходит весьма быстрыми темпами в течение июня—июля. В начале июля в женских шишках у *М. туркестанского* и *М. полушаровидного*, а в середине июля у *М. зеравшанского* и *М. туркменского* уже имелись зачатки семяпочек, состоящие из нуцеллуса и начавшего развиваться интегумента. В дальнейшем зачаток интегумента постепенно обрастает нуцеллус. Вполне сформированные семяпочки наблюдались в женских шишках *М. туркестанского* в конце июля—начале августа, у *М. полушаровидного* и *М. зеравшанского* — в середине—конце августа и у *М. туркменского* — в середине—конце сентября.

К этому времени в халазальной части нуцеллуса, несколько выше основания интегумента, нуцеллярные клетки приобретают концентрическое расположение и здесь дифференцируется женская спорогенная ткань. На продольных срезах через семяпочку она представляет собой небольшой шарообразный комплекс клеток, которые, однако, в год заложения генеративных почек у *М. зеравшанского*, *М. полушаровидного* и *М. туркменского* еще не четко ограничены от окружающих клеток нуцеллуса.

Но у *М. туркестанского* здесь дифференцируется материнская клетка мегаспор, которая вскоре вступает в мейоз. В результате, уже в начале августа, в год предшествующий году цветения, в семяпочках этого вида начинается развитие женского гаметофита, имеющего в летне-осенний период характер ценоцита и состоящего лишь из нескольких свободных ядер. В таком состоянии женские шишки сохраняются до начала цветения, до весны следующего года.

По наблюдениям в Ташкенте, у *М. виргинского* и *М. обыкновенного* зачатки женских шишек появляются в середине мая, в год, предшествую-

щий году цветения; однако в сроках их дальнейшего развития и дифференциации обнаружены большие различия. Развитие шишек у *М. виргинского* совершается непрерывно в течение лета. В конце июля в основании чешуй наблюдались зачатки семян, состоящие из меристематического бугорка нуцеллуса и кольцеобразного валика в его основании — зачатка будущего интегумента. Рост интегумента наблюдался в течение всего августа. К концу августа — началу сентября в женских шишках *М. виргинского* уже имеются семянки с вполне сформированным нуцеллусом и интегументом. Но зачатки шишек у *М. обыкновенного* в течение всего года остаются совершенно недифференцированными. Появление зачатков семян было отмечено лишь в конце февраля следующего года, а вполне сформированные семяпочки наблюдались у описываемого вида в конце марта. В этот же период началось и цветение.

Число семян в женской шишке у можжевельников непостоянно даже у одного и того же вида: у *М. зеравшанского* их развивается до 9 (чаще 3—5), у *М. полушаровидного* — обычно 2—4, у *М. туркестанского* — 1 (редко 2), у *М. туркменского* — 2—3—5 (до 7), у *М. виргинского* — от 1 до 3 (иногда 4) и лишь у *М. обыкновенного*, как правило, развивается по 3 семяпочки в каждой женской шишке.

Микроспорангии (пыльники) у исследованных можжевельников, как и у многих других хвойных (Schnarf, 1933; Chamberlain, 1935; Тахтаджян, 1956), одногнездные. Они развиваются на нижней (абаксальной) стороне микроспорофиллов, расположенных накрест супротивно на оси микроствила — мужской шишки (рис. 2, 3, 4, см. вкл. в конце номера).

Молодой пыльник состоит из эпидермиса, одного среднего слоя, тапетума и массы спорогенных клеток (рис. 3, 1). Клетки стенки молодого пыльника делятся антиклинально, и в результате пыльник приобретает округлую форму.

Самый внутренний слой стенки пыльника — тапетум у всех исследованных видов однорядный. Тапетальные клетки молодого пыльника таблитчатой формы, богаты цитоплазмой и, как правило, одноядерные. В более поздних фазах развития пыльника, при созревании спорогенной ткани или ко времени начала мейоза в микроспороцитах, они увеличиваются в размере и становятся двуядерными; их ядра иногда с двумя или несколькими ядрышками.

Однако изменения клеток тапетума различны у разных видов. Так, у *М. виргинского* они оставались одноядерными в течение всего времени их существования (двуядерные клетки встречались очень редко) и дегенерировали в период обособления микроспор (рис. 3, 5, 6). У *М. зеравшанского* тапетум состоит из одно-, редко двуядерных клеток, ядра которых с двумя или несколькими ядрышками.

С другой стороны, у *М. полушаровидного* клетки тапетума становятся двуядерными уже ко времени начала мейоза в материнских клетках микроспор, а у *М. обыкновенного* еще в пыльниках со спорогенной тканью (рис. 3, 2). У *М. туркестанского* встречались как одноядерные, так и двуядерные клетки тапетума (рис. 3, 4).

У всех исследованных можжевельников тапетум секреторного типа, дегенерирует поздно — во время созревания микроспор (рис. 3, 6). Образование периплазмодия, на наличие которого у всех хвойных указывает А. Л. Тахтаджян (1956), нам не приходилось наблюдать. Не описывают его также Норен (Noren, 1907) в пыльниках *М. обыкновенного*, Мэтьюз (Mathews, 1939) — у *М. виргинского*, Синг и Оберои (Singh a. Oberoi, 1962) — у биоты восточной и др.

Средний (гиподермальный) слой стенки пыльника обычно весьма недолговечен. Ко времени созревания спорогенных клеток в пыльнике клетки среднего слоя вытягиваются в тангентальном направлении и начинают дегенерировать (рис. 3, 2—4). Они полностью дегенерируют ко времени окончания мейоза в материнских клетках микроспор (рис. 3, 5).

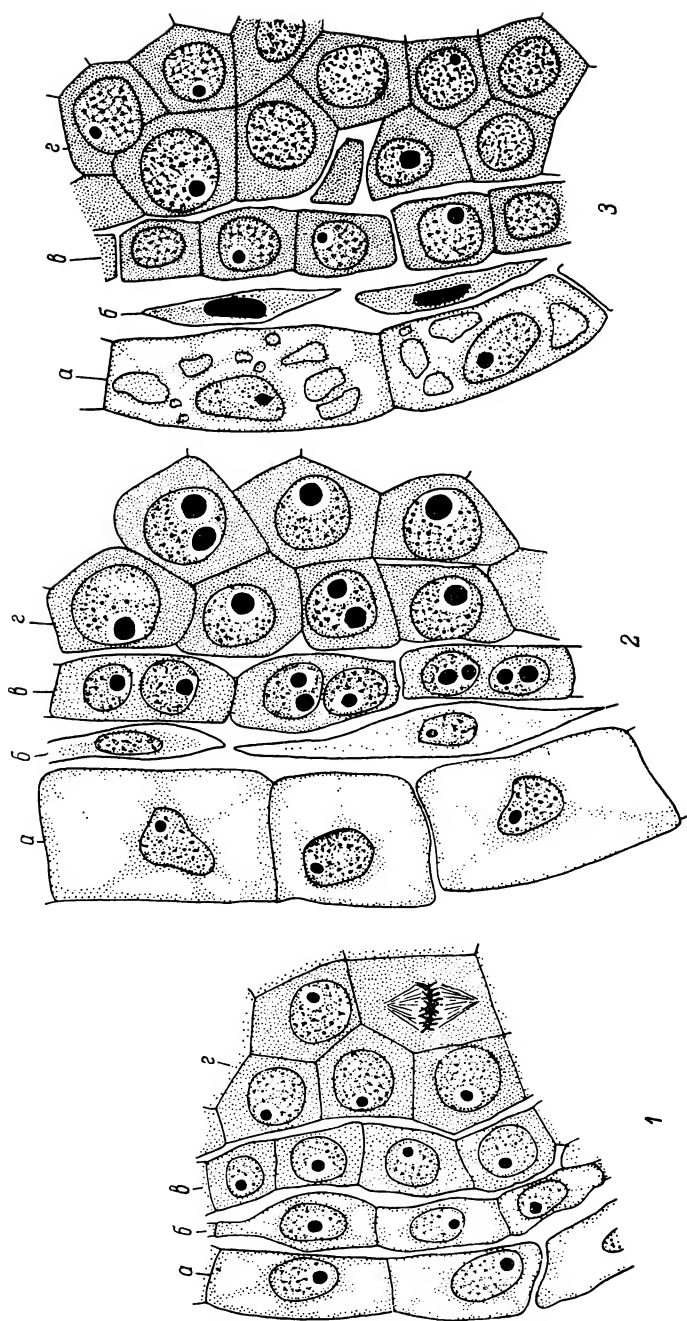
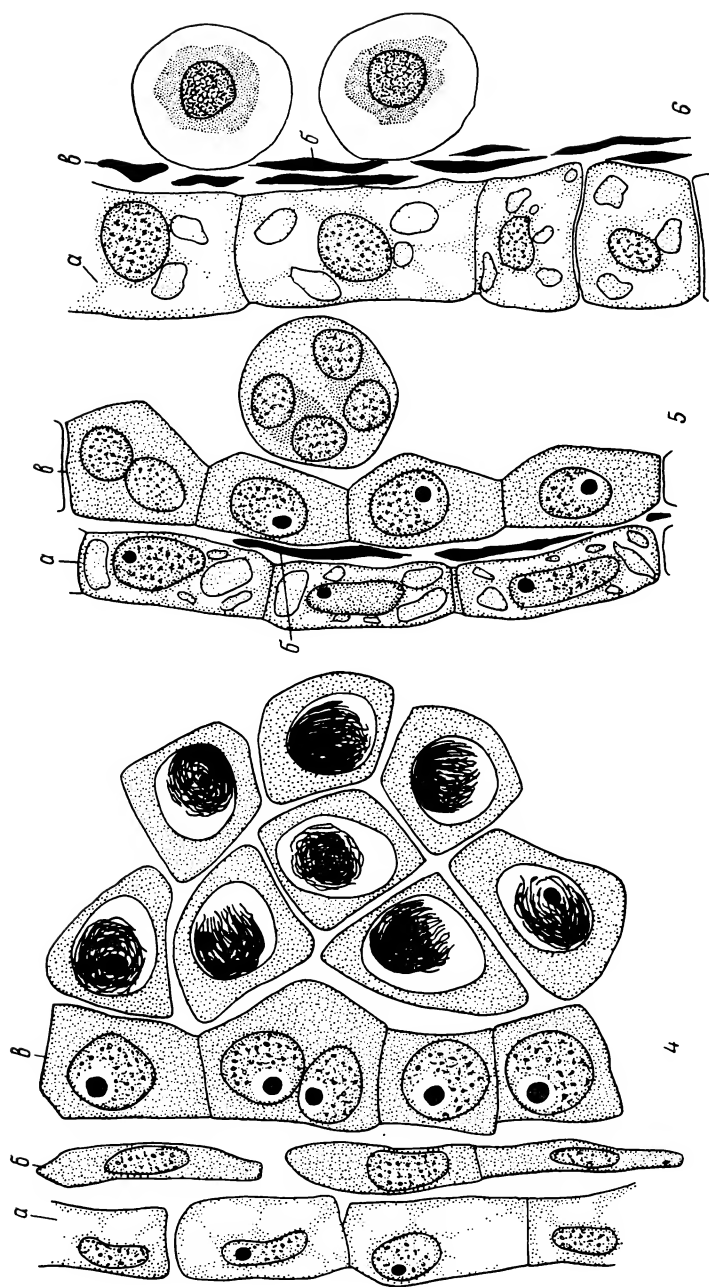


Рис. 3. Слой стенки пыльника на разных этапах его развития у можжевельников. (Увел. 630).
 а — эпидермис; б — средний слой; з — спорогенная ткань. 1 — М. виргинский (3 августа), срез через молодой пыльник, спорогенная ткань еще не полностью оформилась; 2 — М. обыкновенный (28 февраля), зрелая спорогенная ткань, два ядерных тапетума, клетки среднего слоя (б) начинают дегенерировать; 3 — М. виргинский (30 августа), тапетум одноядерный, средний слой (б) дегенерирует.



4 — М. туркестанский (20 июля), микроспороциты в фазе синансиса, тапетум одно-двухъядерный, средний слой дегенерирует; 5 — М. виргинский (30 августа), конец второго деления мейоза, средний слой полностью дегенерирует; 6 — М. виргинский (8 сентября), зрелые микроспоры, средний слой и тапетум полностью дегенерировали.

Эпидермальные клетки молодого пыльника прямоугольной формы. Они отличаются весьма небольшим количеством сильно вакуолизированной цитоплазмы. В более поздних фазах, по окончании мейоза в микро-спороцитах, при созревании микроспор из слоев стенки пыльника сохраняется лишь эпидермальный, радиальные стенки клеток которого затем сильно утолщаются так, что весь слой преобразуется в экзотеций. Стенка зрелого пыльника на радиальном и тангентальном срезах изображена на рис. 4, 3 и 4 (см. вкл. в конце номера). Пыльники у исследованных видов можжевельника раскрываются эктокинетическим путем.

Мейоз при микроспорогенезе протекает по симультанному типу. Разные виды проходят этапы мейоза в общих чертах сходно и без отклонений от нормы (рис. 5, 1—23).

Перегородка между ядрами в микро-спороцитах после первого деления мейоза не закладывается и формируются диады ядер (рис. 5, 1—11). Второе деление наступает непосредственно за первым. В анафазе и тело-фазе второго деления наблюдалось различное расположение веретен, приводящее к образованию и наличию у каждого вида тетрад микроспор различных типов: изобилатеральных, тетраэдрических и, реже, расположенных крест-накрест (рис. 5, 13—22). Микроспоры обособляются вскоре после образования тетрад (рис. 5, 23). Зрелая пыльца у всех видов одно-клеточная.

Характерной чертой микроспорогенеза у исследованных можжевель-ников является довольно резко выраженная асинхронность прохождения мейоза в микро-спороцитах как в отдельном пыльнике, так и в соседних пыльниках одной и той же мужской шишки.

Наиболее четкое проявление асинхронности наблюдалось в конце пер-вого и во втором делении мейоза, когда в пределах одного и того же пыльника встречались различные картины деления — от метафазы или анафазы первого деления мейоза до тетрад ядер микроспор (рис. 4, 1).

Следует также отметить сильно выраженную разнокачественность са-мих шишек на дереве и асинхронность в развитии их на разных деревьях в насаждении. На мужских деревьях эта разнокачественность особенно четко проявляется в период прохождения фаз микроспорогенеза в пыль-никах. Материал, собранный с одной и той же ветки, не бывает одно-родным даже по величине, а при микроскопическом анализе обнару-живается, что мужские шишки находятся в самых различных фазах раз-вития.

Если говорить о среднеазиатских можжевельниках, то здесь степень асинхронности в развитии шишек у разных видов различна. У М. турке-станского, образующего самую верхнюю полосу арчевников, асинхрон-ность в развитии шишек на деревьях выражена сравнительно слабо. У М. полушаровидного (средняя полоса арчевников) она заметно увели-чивается. И, наконец, наиболее сильно выражена асинхронность в разви-тии шишек у видов, обитающих в нижней полосе арчевых лесов, — у М. зеравшанского и, особенно, у М. туркменского.

У растений всех местных видов можжевельника мужские шишки закладываются в начале июня, в год, предшествующий году цветения. Развитие их происходит весьма быстрыми темпами и совершается в те-чение июня—июля. Наиболее раннее наступление мейоза было отмечено у М. туркестанского — уже в начале третьей декады июля. У М. полу-шаровидного это наблюдалось позднее — в начале августа, а у М. зерав-шанского и М. туркменского — в середине августа.

В конце июля—начале августа у М. туркестанского, в середине — конце августа у М. полушаровидного и М. зеравшанского и в середине — конце сентября у М. туркменского в пыльниках основной массы муж-ских шишек микроспорогенез завершается и они заполняются зрелой одноклеточной пылью. В таком состоянии мужские шишки, как пра-вило, сохраняются до начала цветения, происходящего весной следую-щего года.

У М. виргинского в Ташкенте мужские шишки закладываются в середине мая, в год, предшествующий году цветения. Развитие их, так же как и у среднеазиатских можжевельников, происходит непрерывно в течение лета. В конце мая на нижней (абаксильной) стороне микроспорофиллов появляются небольшие бугорки, образованные меристематической тканью, — зачатки пыльников (рис. 2, 3). Формирование пыльников протекает в течение июня—июля.

Мейоз в материнских клетках микроспор наблюдался в период от начала второй декады и до конца августа. В начале сентября микроспорогенез у основной массы мужских шишек был уже завершен и пыльники заполнены одноклеточной пылью. От слоев стенки пыльника к этому времени остается лишь эпидермальный с характерным утолщением радиальных клеточных стенок (рис. 4, 2). В таком состоянии мужские шишки М. виргинского сохраняются до весны следующего года.

Зачатки мужских шишек у растений М. обыкновенного в Ташкенте закладываются в первой декаде мая, в год, предшествующий году цветения. Однако сроки их дальнейшего развития и дифференциации совершенно отличны от таковых у других исследованных можжевельников. В то время как у среднеазиатских видов и М. виргинского мужские шишки полностью формируются уже к осени в год их заложения, зачатки мужских шишек у М. обыкновенного до конца года почти не изменяются по величине и внутреннему строению. При сравнительном микроскопическом исследовании мужских шишек, собранных в середине мая и в конце декабря, видно, что они состоят лишь из зачатков чешуй-микроспорофиллов, образованных меристематической тканью, и совершенно не дифференцированы (рис. 2, 1, 2).

Дальнейшее их развитие и формирование пыльников наблюдалось лишь с февраля следующего года. Мейоз в материнских клетках микроспор протекал в конце февраля—начале марта. В середине марта пыльники мужских шишек уже были заполнены одноклеточной пылью. а в конце марта—начале апреля растения приступали к цветению.

Таким образом, генеративные органы (мужские и женские шишки) у всех исследованных можжевельников закладываются в год, предшествующий году цветения. При этом у среднеазиатских видов и М. виргинского они полностью формируются к осени в год их заложения и лишь у М. обыкновенного развитие мужских и женских шишек завершается непосредственно перед цветением, т. е. весной следующего года.

Полученные нами данные, следовательно, не подтверждают указаний ряда авторов (Джанаева, 1959, 1965; Нигматов, 1960; Никитинский, 1960; Коннов, 1963, и др.) на то, что в сроках заложения и развития мужских и женских шишек у среднеазиатских можжевельников будто бы наблюдается резкое несоответствие, что мужские шишки сформировываются в год, предшествующий их цветению, а женские развиваются весной следующего года — перед цветением. Полагаем, что это ошибочное заключение было сделано только потому, что перечисленные выше авторы основывались лишь на визуальных макроскопических наблюдениях и не применяли методики микроскопического контроля.

Подытоживая, отметим, что наши данные по срокам заложения, развития и дифференциации шишек у М. виргинского в природных условиях Ташкента почти полностью совпадают по календарным датам с данными Мэтьюз (Mathews, 1939). Этот автор исследовал репродуктивный цикл М. виргинского на материале, собранном в районе холма Чэйпел (Chapel Hill) в штате Северная Каролина, т. е. в местах естественного произрастания вида. Такое совпадение сроков развития генеративной сферы представляет определенный интерес, так как в Ташкенте М. виргинский зарекомендовал себя высокой семенной продуктивностью, хорошим качеством семян и, на основе работ Среднеазиатского института лесного хозяйства и Ботанического сада АН УзССР, признан весьма перспективным и рекомендован для испытания при лесопосадках, а также при озеленении населенных пунктов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александровский Е. С. (1967). Эмбриология среднеазиатских и некоторых интродуцированных видов рода *Juniperus* L. в связи с качеством семян. Автореф. канд. дисс. — Александровский Е. С. (1968). Микрофенология развития генеративной сферы у можжевельников. Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфолог. раст. — Горюжанкин И. Н. (1895). Морфология и систематика архегонияльных растений, III. — Джанаева В. М. (1959). Семейство Кипарисовые. В кн.: Деревья и кустарники Киргизии, I. — Джанаева В. М. (1965). Арча в Киргизии. — Козубов Г. М. и А. М. Евдокимов. (1965). Можжевельник в лесах Севера. Лесн. хоз., 1. — Коннов А. А. (1963). К экологии цветения арчи. Изв. АН Тадж. ССР, отд. биолого-естеств. наук, 2, 13. — Коннов А. А. (1966). Арчовники северного склона Туркестанского хребта. — Никитинский Ю. И. (1960). Арчевники Наукатского лесничества. (Бассейны рек Киргиз-Ата и Чийили). — Назаренко Л. И. (1958). К вопросу биологии и естественного возобновления арчи. Тр. горно-лесного гос. заповедника. Ташкент. — Нигматов У. Н. (1960). Меры содействия естественному возобновлению в арчовниках Узбекистана. — Протопопов Г. Ф. (1947). Плодоношение арчи. Тр. биолог. инст. АН Кирг. ССР, 2. — Рубаник В. Г. и Т. А. Жеронкина. (1969). Развитие шишек *Juniperus virginiana* L. и *J. communis* L. в Алма-Ате. Бот. журн. 54, 4. — Славкина Т. И. (1968). Дендрология Узбекистана, II. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения, I. — Bredemann G. u. W. Kötter. (1931). Zur Entwicklungsgeschichte der Wacholderbeeren. Arch. Pharmaz. u. Ber. Deutsch. Pharm. Ges., 269, 41. — Chamberlain C. J. (1935). Gymnosperms, structure and evolution. — Kubart B. (1905). Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 114. — Mathews A. C. (1939). The morphological and cytological development of the sporophylls and seeds of *Juniperus virginiana* L. Journ. Elisha Mitch. Sci. Soc., 55, 1. — Nichols G. E. (1910). A morphological study of *Juniperus communis* var. *depressa*. Beih. Bot. Centralblatt, 25, 1. — Noren C. O. (1907). Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. Uppsala Universitets Arsskrift. — Ottley A. M. (1909). The development of the gametophytes and fertilisation in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana*. Bot. Gaz., 48, 1. — Pilger R. (1926). Coniferae. In Engler A. und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 13. — Schnarf K. (1933). Embryologie der Gymnospermen. — Singh H. a. J. Chatterjee. (1963). A contribution to the life history of *Cryptomeria japonica* D. Don. Phytomorphology, 13, 4. — Singh H. a. J. P. Oberoi. (1962). A contribution to the life history of *Biota orientalis* Endl. Phytomorphology, 12, 4.

Среднеазиатский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства и
Ташкентский государственный университет.

SUMMARY

A comparative microscopic investigation of the development of male and female cones in four Middle-Asian and two introduced species of junipers was carried out. The processes of microsporogenesis and of the development of ovules are described. Considerable differences in the time of initiation and differentiation of cones between different species were observed. In *Juniperus virginiana* Middle-Asian species both male and female cones are completely formed by the autumn of the year when they are initiated, while in *J. communis* they remain non-differentiated till the end of the year and are completely formed only in spring, just before the beginning of the efflorescence.

УДК 581.1+581.5 : 581.526.537 (574.3)

Л. Я. Курочкина, Г. А. Байгозова, С. Е. Есенова
и Т. Болатбаев

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПЕСКАХ ЮЖНОГО ПРИБАЛХАШЬЯ

С 3 рисунками

L. Ja. KUROCHKINA, G. A. BAYGOZOVA, S. E. YESENОВА
AND T. BOLATBAEV. BIOECOLOGICAL INVESTIGATIONS IN THE SANDY DESERTS
TO THE SOUTH OF THE LAKE BALKHASH

В песчаной пустыне Казахского типа (Тау-Кумы) с 1964 г. проводятся стационарные исследования, целью которых является установление основ рационального использования пастбищ. Приведены данные по структуре, экологии и продуктивности полукустарниковой, псаммофитной и злаковой растительности. Дана биолого-морфологическая характеристика двух видов кустарниковых *Astragalus*; расход воды на транспирацию в ass. *Agropyron sibiricum* (102.64 мм); продуктивность псаммофитной растительности (12 и 100 ц/га); хозяйственная продуктивность по сезонам года. Зимой, когда пастбища используются под выпас, урожайность их равна 1.2—4 ц/га.

На основании данных по урожайности, динамике накопления кормовой массы и питательных веществ, отавности и феноклиматических сезонов года сделан вывод о возможном осеннем и весеннем использовании Таукумских пастбищ.

Песчаные пустыни Казахстана, составляющие более 30 млн га пастбищных угодий, находятся в центре внимания животноводческих хозяйств республики. Однако до последнего времени изучение растительности их редко выходило за рамки краткосрочных маршрутных исследований. Детальные стационарные наблюдения по биологии, начатые на песках Прибалхашья С. А. Бедаревым (1959) и Л. П. Гвоздевой (1961), были, к сожалению, малопродолжительными.

В 1964 г. Институтом ботаники АН КазССР был организован Казахстанский (Таукумский) песчаный стационар по изучению биологии некоторых растений песчаных пустынь: ритма их сезонного развития, водного режима, химизма, а также биологической продуктивности сообществ, структуры и характера смен растительности на основе крупномасштабного картирования.

Поводом для исследовательских работ по упомянутой тематике послужила специфика использования песчаных пастбищ — преимущественно зимний выпас и почти полное отсутствие достоверных многолетних данных по зимнему состоянию кормов и процессам возобновляемости растительности после зимнего выпаса. Без решения этих вопросов невозможно подойти к установлению приемов рационального использования песчаных пастбищ для нужд животноводства, что является целью нашего исследования.

Стационар расположен в Южном Прибалхашье, на востоке песчаного массива Тау-Кум, протянувшегося вдоль р. Или от ее притока Курты до солончаковых маршей оз. Балхаш (рис. 1). Восточные Тау-Кумы, носящие название Сары-Тау-Кум, что в переводе с казахского означает «желтые горы песка», высокими грядами возвышаются над окружающей местностью. По характеру растительности и природным особенностям они близки к Муюн-Кумам и Сары-Ишик-Отрау.

Пески лежат в низовьях р. Или (левобережье), в пределах Балхашской впадины, геоморфологически представляющей эрозионно-аккумулятивную равнину, сформированную разновозрастными материковыми дельтами (Вяткин, 1948). С юга пески ограничены подгорной наклонной равниной Чу-Илийских гор, сложенной аллювиально-делювиальными и пролювиальными четвертичными отложениями. На Геоморфологической карте СССР (1956) Тау-Кумы отмечены как «эоловая равнина навевания». Сложена она мезоплейстоценовыми (среднечетвертичными) и неоплейстоценовыми (верхнечетвертичными) аллювиально-озерными и эоловыми мелкозернистыми песками. Равнинный ландшафт песков осложнен отчетливо выраженными грядами и буграми эолового происхождения. Абсолютные высоты местности в Тау-Кумах 360—540 м. Наблюдается последовательное снижение высот с юго-востока на северо-запад (от южной окраины песков у р. Курты до Балхаша — базиса эрозии).

В классификации разновозрастных почв, сформированных на древнеэоловых песках, мы придерживаемся взглядов А. Г. Гаеля (Гаель и Трушковский, 1962; Гаель и Смирнова, 1965), который выделяет: а) эоловые песчаные наносы современной фазы дефляции, лишенные почвы или с примитивными почвами (3—5 см); б) эоловые наносы эпохи кочевников (XIII—XVIII вв.) с маломощными песчаными почвами; в) мощные серо-бурые пылевато-связнопесчаные почвы на древнеаллювиальных песках, перевеянных в древние афитогенные фазы дефляции. По остаткам этих разрушенных и погребенных мощных почв на профилях нивелировки может быть реставрирована бывшая поверхность почв и древнеэолового рельефа. Такое разделение почв на песках по их возрасту и мощности позволяет установить смены растительности в зависимости от разновозрастных почвенных образований и рельефа. Хорошо объясняется, например, размещение сообществ житняка *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv., кустарников из сем. Бобовых (виды родов *Astragalus* L., *Ammodendron* Fisch.), полины *Artemisia albicerata* Krasch. и др. (рис. 2).

Пустынный континентальный климат Тау-Кумов и окружающей местности имеет ряд особенностей, обуславливающих своеобразие в росте и развитии кормовых растений. Среднегодовая температура воздуха +9.1°, наименьшая — в январе (—8.0°), наибольшая — в июле (+25.0°). Температура воздуха ниже нуля держится в течение 4 мес. почти так же, как в Олешских песках на Украине (Гордиенко, 1968, ст. Цурюпинск) и на месяц-полтора дольше, чем в Каракумах. Теплый период года, исчисляемый со дня перехода среднесуточных температур через +5°, наступает 7—27 марта и по сравнению с южнотуранскими пустынями короче на 2 мес.

Среднее годовое количество осадков 217 мм (294 в 1966 г., 236 в 1967 г.), 43% годовой нормы приходится на весну. По обилию осадков, однако, можно различать в Тау-Кумах годы весеннего и летнего увлажнения, которым соответствуют свои ритмы развития, свои волны жизни, с преобладанием или эфемеров и эфемероидов или летнезеленых однолетников и многолетников. Так, 1966 г. (92 мм осадков весной) был годом массового развития осоки *Carex physodes* M. B., мака *Paraver pavoninum* Schrenk и других коротковегетирующих трав. В 1967 г. была сухая весна

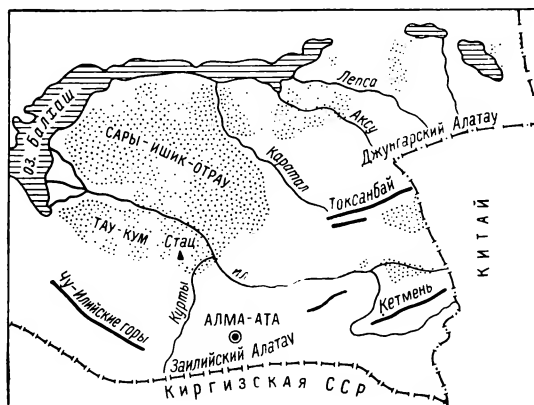


Рис. 1. Местоположение Таукумского песчаного стационара Института ботаники АН КазССР.

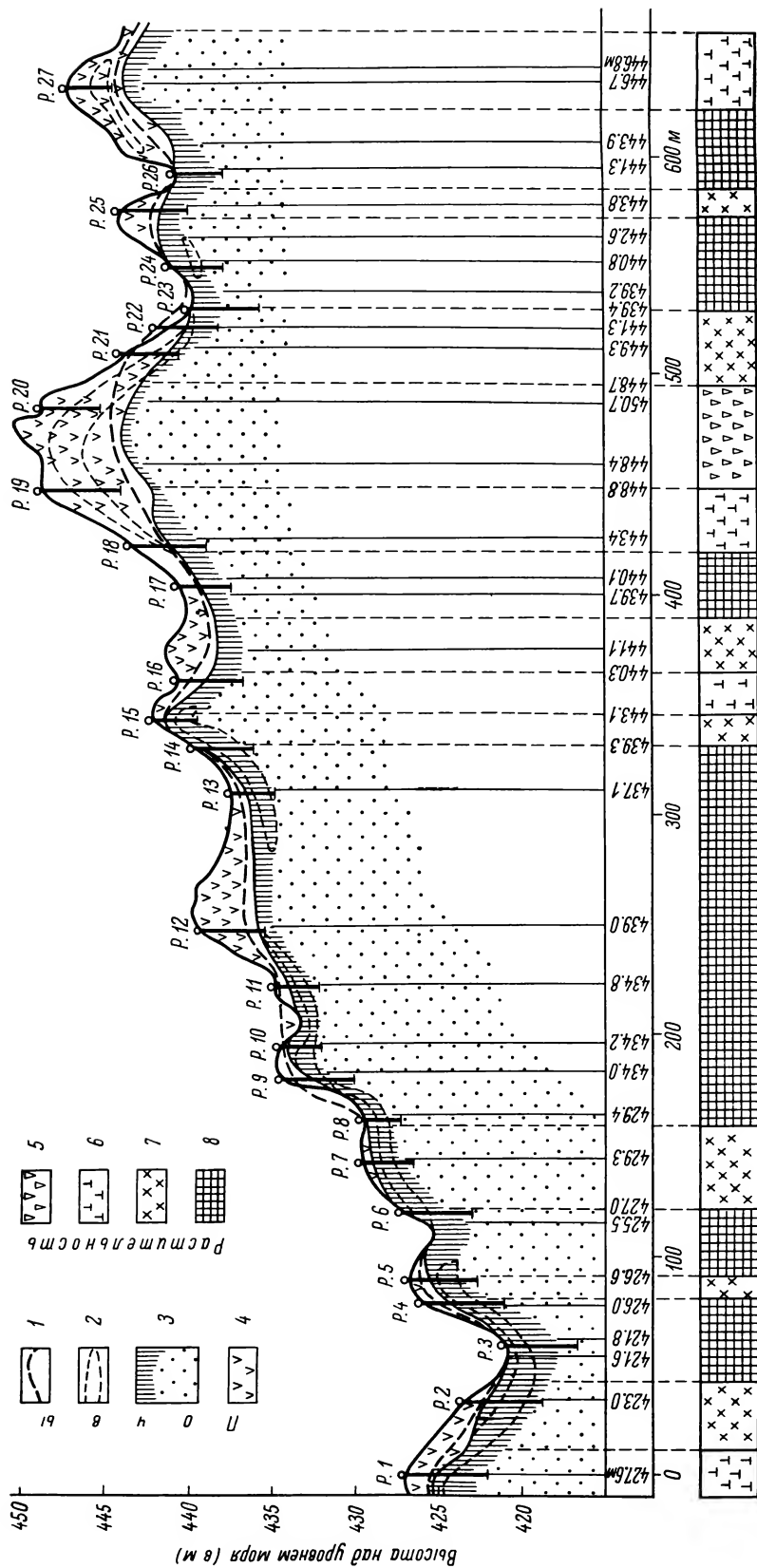


Рис. 2. Профиль инструментальной нивелировки через грядовые пески в районе Таукумского стационара (составлен 9 V 1968; почвы описал А. Г. Гаель, растительность — Л. Я. Курочкина, нивелировка Т. Болатбаева).

П о ч в ы: 1 — золотой панос песка, лишенного почвы или с примитивными почвами; 2 — мощная, до 2 м, карбонатная почва, супесчаная (в зоне серо-бурых почв), сформированная на древнеаллювиальных слабокарбонатных песках, перевенных в древнюю афторгенную фазу дефляции; 3 — поверхность почвы до ее разрезания в современную антропогенную фазу дефляции; 4 — сухой прослой песка в почве и песках ниже слоя весеннего промокания. Р. 1 — 27 — почвенные разрезы. Растительность: 5 — формация *Aristida pennata*; 6 — формация *Astragalus paucijugus*; 7 — формация *Calligonum (Pterococca)* (ass. *Calligonum* spp. — *Agropyron sibiricum* — *Ephedra distachya*, ass. *Calligonum* spp. — *Kochia prostrata* — *Agropyron sibiricum*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 8 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 9 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 10 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 11 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 12 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 13 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 14 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 15 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 16 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 17 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 18 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 19 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 20 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 21 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 22 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 23 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 24 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 25 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 26 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*); 27 — формация *Artemisia terrae-albae* (ass. *Artemisia terrae-albae*, ass. *Calligonum* spp. — *Carex physodes* — *Artemisia terrae-albae*).

и влажное лето (118,2 мм осадков). В травостое летом преобладала верблюдка *Corispermum lehmannianum* Bge., отлично возобновился изень *Kochia prostrata* (L.) Schrad. и хорошо развились полукустарнички *Artemisia terrae-albae* и *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Годы летнего увлажнения наиболее благоприятны для зимовки скота. Повторяемость таких лет редка (через 6—10 лет) и только в такие годы в Тау-Кумах восстанавливаются ценные пастбищные растения: изень и полынь белоземельная. Даже в 1960 г., когда общая сумма осадков составила 335 мм, а из них 161 мм выпало в мае, летняя засуха привела к массовой гибели всходов *Kochia prostrata* (L.) Schrad.

Осенне-зимние ветры, иссушающие почвы осенью, особенно на юго-западных и южных склонах, и меньшее покрытие склонов растениями предопределяют возможность дефляции. Однако типичных барханных песков в Тау-Кумах нет, пески бугристо-грядовые разбиты только по редким вершинам и вдоль дорог, а в основном они хорошо скреплены растительностью, которая здесь богата и разнообразна. Основной процесс развития идет в сторону зарастания.

По флоре, растительности и природным особенностям Прибалхашье является пустыней Казахстанского (Северо-Туранского) типа. Доминирование типичных пустынных полукустарников *Artemisia terrae-albae* Krasch., *Kochia prostrata* (L.) Schrad. и др. и гемизфемероидного злака *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv. не только подчеркивает своеобразие нашей пустыни, но и обуславливает высокую продуктивность сообществ по сравнению с южнотуранскими пустынями.

На песках Прибалхашья преобладают виды сем. *Compositae* Giseke (56), *Leguminosae* Juss. (44) и *Chenopodiaceae* Vent. (39). Представители этих семейств, а также сем. *Gramineae* Juss., *Polygonaceae* Juss. доминируют в растительном покрове. Из 415 видов, распространенных в Прибалхашье, не более 20 создают сообщества. Особые формации, типичные для казахстанских песков, образуются эндемичными видами астргалов — *Astragalus brachypus* Schrenk, *A. iliensis* Bge., злаком *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv. и полынью *Artemisia albicerata* Krasch.

Интересен состав сорной растительности. Большинство сорняков относится к сем. *Compositae* Giseke, *Gramineae* Juss., *Chenopodiaceae* Vent.; преобладают травянистые однолетники и, реже, полукустарнички. Часто сорняки развиваются в следующих сообществах: одно-двулетние полыни *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. и *A. leucodes* Schrenk — в ass. *Artemisia terrae-albae*; *Bromus tectorum* — в ass. *Agropyron sibiricum*; *Corispermum lehmannianum* — в ass. *Kochia prostrata*. Сорняки являются индикаторами различной степени разбитости песчаных почв. Засорение нередко имеет сезонный характер и изменяется в зависимости от климатических условий года. Так, в 1968 г. в полынных зарослях *Bromus tectorum* L. и очень уменьшилось количество *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. В большинстве случаев развитие сорняков приводит к временным сменам отдельных ярусов и синузий фитоценозов, а не всего сообщества.

Особенности Казахстанских песчаных пустынь выявляются при сравнении ритма развития растений наших пустынь со Средиземноморскими и Центральномозабскими (Юнатов, 1960). По данным, собранным на нашем стационаре (Иванова, 1967), отмечено незначительное число видов с летней депрессией в развитии, наличие гемизфемероидов, значительный процент коротковегетирующих растений, двувершинность кривой вегетации. Среди многолетников около половины составляют виды, в почках возобновления которых были заранее заложены соцветия и цветки. По ритму вегетации и цветения растения пустыни Прибалхашья более близки к пустыням Средней Азии, чем к Монгольским.

По методикам И. Г. Серебрякова (1954), З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1960) на стационаре изучается биология некоторых растений-псаммофитов, закрепителей песков — *Astragalus paucijugus* С. А. Mey., *A. brachypus* Schrenk и песчаной акации *Ammodendron argenteum* (Pall.)

О. Kuntze, которые вместе с видами рода *Calligonum* и селином *Aristida pennata* создают своеобразные ряды зарастания песков.

Астрагалы секции *Ammodendron* (широко распространенной в пустынях СССР) — *Astragalus paucijugus* С. А. Мей. и эндем Казахстана *A. brachypus* Schrenk по жизненной форме относятся к кустарникам. Выявление особенностей биоморфологии (табл. 1) и экологии изучаемых видов может дать материал для объяснения эдификаторной роли этих видов. Обладая экстенсивной корневой системой, они являются прекрасными закрепителями песков, накопителями азота, по питательности не уступают хорошим кормовым растениям и создают высокопродуктивные сообщества — резерв весенних пастбищ (Байгозова, 1967).

ТАБЛИЦА 1

Биолого-морфологическая характеристика
Astragalus paucijugus С. А. Мей., *A. brachypus*
Schrenk и *Ammodendron argenteum* (Pall.) O. Kuntze.

	<i>Astragalus paucijugus</i>	<i>Astragalus brachypus</i>	<i>Ammodendron argenteum</i>
Ритмы развития:			
начало вегетации	18 III—11 IV	20 III—12 IV	20 IV
цветение	2 V—5 V	5 V—9 V	14 V—30 V
конец вегетации	7 VII—8 VIII	6 VII—28 VII	30 IX—26 X
Низшие структурные единицы	Годичный побег	Годичный побег	Годичный побег
Структурные оси	Многолетние ветви, образованные годичными побегами		
Типы побегов	Вегетативные (удлиненные, укороченные) и генеративные		Вегетативные и генеративные
Тип роста	Симподиальный	Симподиальный	Симподиальный и моноподиальный
Продолжительность жизни особи (лет)	8—9—12	9—10—12	16—18 (19)

Двухгодичные данные по изучению водного режима растений получены для 5 сообществ ряда зарастания — от рыхлых песков вершин до заросших межбугровых понижений. В этих сообществах изучался водный режим почв, для доминантов сообщества определялись некоторые показатели водного режима: транспирация, содержание влаги в листьях, концентрация клеточного сока. Параллельно с этим проводились наблюдения за динамикой урожайности зеленой массы в связи с фенологическим состоянием изучаемых растений.

Для примера приводим характеристику жузгунового еркечника. Его доминанты — *Calligonum alatifforme* Pavl., *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Carex physodes* M. B. — имеют высокую интенсивность транспирации с летним максимумом (июнь) в изучаемый год и переменным ритмом как дневного хода, так и сезонного хода. Интенсивность транспирации (среднедневные минимальные и максимальные величины за сезон в г/г·час) приведена ниже (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность транспирации доминирующих растений в ass. *Agropyron sibiricum* (1966 г.)

Вид	Средняя дневная интенсивность транспирации (г/г·час)	Время наступления максимума интенсивности транспирации
<i>Calligonum alatifforme</i>	0.284—1.322	Середина июля
<i>Agropyron sibiricum</i>	0.283—0.783	То же
<i>Carex physodes</i>	0.661—0.922	—
<i>Kochia prostrata</i>	0.462—1.548	Середина июня

Особенно высока в Тау-Кумах интенсивность транспирации *Carex physodes* М. В. Она в 5 раз превышает аналогичные показатели в Но-

ТАБЛИЦА 3

Метеорологические показатели за 1966 г.
по данным метеорологической станции Айдарлы
(в 24 км от песчаного стационара)

Показатели	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Сумма осадков (в мм) . . .	12.9	11.6	37.1	22.4	32.9	3.9	47.8	8.7	11.3	17.8	20	37.2
Относительная влажность воздуха (в %)	66	70	62	52	58	33	42	14	39	58	30	52.6
Дефицит влажности воздуха (в мб)	-1.9	2.3	2.8	6.8	8.4	23.5	20.1	21.3	15.9	6.5	5.5	0.9
Температура воздуха (С°) . .	-4.0	-1.0	3.8	9.1	14.1	25.2	24.0	24.5	19.4	11.0	1.5	9.5

гайской степи (0.13—0.39) и более чем в 2 раза (0.30—0.70) — в опустыненных степях Казахстана (Бейдеман, 1960).

Таким образом, несмотря на суровые климатические условия (табл. 3), интенсивность транспирации растений песчаных пустынь имеет более высокие показатели даже по сравнению с опустыненными

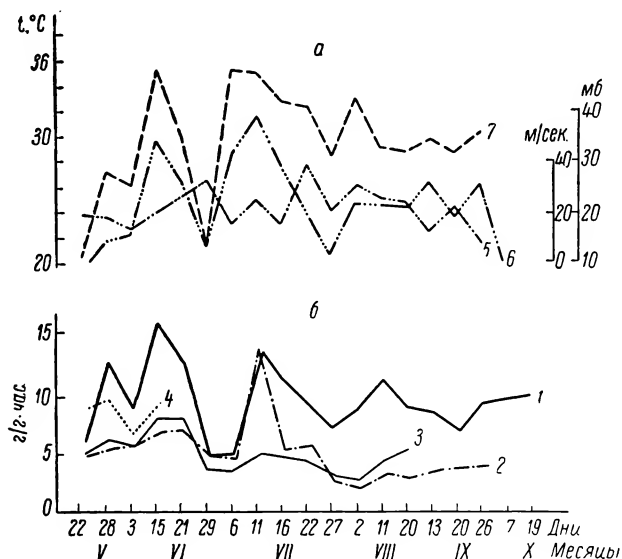


Рис. 3. Сезонный ход метеорологических факторов (а) и суммарная интенсивность транспирации (б) основных растений сообществ песчаного стационара (1966).

Сообщества: 1 — *Agropyron sibiricum* — *Calligonum alatifolium* — *Kochia prostrata*; 2 — *Calligonum alatifolium*, 3 — *Agropyron sibiricum*, 4 — *Carex physodes*; 5 — скорость ветра (в м/сек.), 6 — дефицит влажности (в мб); 7 — температура воздуха (в С°).

степями. Это можно объяснить благоприятными водно-физическими свойствами песчаных почв северных пустынь и главенствующей ролью корневой системы в регулировании водного режима (Свешникова, 1962).

Несмотря на различие биоморф и систематического положения видов, все изучаемые доминанты имеют сходный ритм сезонного хода интенсивности транспирации, что тесно связано с фазами развития растений, количеством доступной влаги в почве, периодами выпадения осадков и другими метеорологическими факторами (рис. 3).

Различия имеются лишь в количестве испаряемой воды, что зависит не только от величины интенсивности транспирации, но и от величины биомассы растений. Расход воды на транспирацию за сезон выше всего у видов *Calligonum*, затем соответственно у *Agropyron sibi-*

ricum (Willd.) Beauv., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., наименьший у *Carex physodes* M. B. Максимум сезонного расхода воды у каждого вида соответствует максимуму накопления зеленой массы и для всего сообщества приходится на весенне-летние месяцы (табл. 4 и 5).

ТАБЛИЦА 4

Количество зеленой массы листьев у растений доминантов жузгуново-еркековского сообщества в 1966 г. (в ц/га)

Растение	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Calligonum alatiforme</i>	9.16	9.21	8.25	6.2	2.98	1.58
<i>Agropyron sibiricum</i>	5.1	4.11	1.77	1.50	—	—
<i>Kochia prostrata</i>	1.74	1.38	0.79	0.73	0.54	0.4
<i>Carex physodes</i>	0.35	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 5

Расход воды на транспирацию разными растениями в 1966 г. (в мм)¹

Растение	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Всего
<i>Calligonum alatiforme</i>	6.4	21.75	21.28	6.77	4.63	0.51	61.34
<i>Agropyron sibiricum</i>	3.79	10.08	6.39	2.70	—	—	19.74
<i>Kochia prostrata</i>	2.06	6.49	2.01	2.71	1.85	0.04	17.8
<i>Carex physodes</i>	4.26	—	—	—	—	—	—
Итого	16.51	38.32	29.68	12.18	6.48	0.55	102.64

Для 3 сообществ, характеризующих отдельные стадии зарастания песков (ass. *Aristida pennata*, ass. *Astragalus paucijugus*, ass. *Agropyron sibiricum*), проводился однократный учет биомассы по методике Н. П. Ремезова, Л. Е. Родина, Н. И. Базилювич (1963) с применением математических расчетов среднего модельного куста и площади питания. Пробы брались по синузиям и видам-доминантам в момент наивысшего накопления органического вещества: для эфемеров — весной, гемизефемероидов, многолетних трав и кустарников — в первой половине лета, полукустарников — осенью). Сроки и методы отбора образцов, глубина почвенных монолитов, способы сортировки корней устанавливались при биоэкологическом изучении растительности на стационаре.

Как видно из табл. 6, биологическая продуктивность в сообществах зарастающих песков колеблется: наименьшая (12.2 ц/га) на вершинах в ass. *Aristida pennata* и наибольшая (105.03 ц/га) — в заросших котловинах выдувания в ass. *Astragalus paucijugus*. По южным склонам в сообществе *Agropyron sibiricum* эти показатели близки к плакорным условиям — 43.58. Установленное во влажном 1966 г. соотношение надземной и подземной массы в этих сообществах (в ass. *Aristida pennata* 1:1.4, в ass. *Astragalus paucijugus* 1:0.6, в ass. *Agropyron sibiricum* 1:1.9) не характерно для пустынных условий. По данным большинства авторов, масса корней пустынных растений обычно в 2—5 раз превышает надземную массу. В условиях Тау-Кумов корни превышают массу надземной части у жузгуна в 1.5—2 раза, у полыни белоземельной в 2 раза, у осоки в 4—5 раз и у еркека в 2—2.5 раза.

Сопоставляя характер и структуру сообществ с особенностями среды (эдафическими условиями, табл. 6), мы приходим к заключению о высокой продуктивности и значимости сообществ *Astragalus paucijugus* в накоплении органической массы при зарастании песков. Даже при не-

¹ Для мая и октября приводятся данные за 10 дней (с 20 мая по 30 мая и с 1 по 10 октября).

ТАБЛИЦА 6

Характеристика почв, структура и биомасса сообществ зарастающих песков

Ассоциация	Почва	Содержание гумуса (в %) в слое почвы				Механический состав (в %) в слое 0—80 см по фракциям		
		0—20 см	20—40 см	40—60 см	60—80 см	мелкозернистая	среднезернистая	физическая глина
<i>Aristida pennata</i> по вершинам развитых бугров	Золотый нанос песка, лишеного почвы	0.09	0.1	0.09	0.24	93—96	4—7	0.1
<i>Astragalus paucijugus</i> в котловинах выдувания	Золотый нанос или обнажение карбонатного горизонта древних почв	0.12	0.06	0.07	0.17	90—97	3—10	0.2
<i>Agropyron sibiricum</i> по южным склонам	Примитивная сулестчаная почва	0.13	0.16	0.16	0.09	85—94	5—14	1.1

ТАБЛИЦА 6 (продолжение)

Ассоциация	Количество бактерий в 1 г субстрата в мае в слое 0—20 см		Количество видов высших растений	Проективное покрытие (в %)	Число жизненных форм	Число ярусов	Продуктивность (в ц/га)			Прирост надземной части за год (в %)
	мясо-пептонный агар (МПА)	крахмало-амиачная среда (К-А)					надземная часть	корни	общая	
<i>Aristida pennata</i> . . .	104000	85000	15	5—10	3	—	5.03	7.24	12.27	10
<i>Astragalus paucijugus</i>	176000	246000	22	10—20	3—4	2	66.59	38.44	105.03	30
<i>Agropyron sibiricum</i>	64200	460000	30	15—30	4—5	2—3	15.15	28.03	43.58	15

Примечание. Количество бактерий определено З. В. Яковлевой в лаборатории Института почвоведения АН КазССР.

большом количестве корней, составляющих 50% от надземной части. В подобных сообществах накапливается органического вещества более 100 ц/га.¹

В сообществах *Agropyron sibiricum*, где почва более сформирована и уплотнена, процесс накопления органической массы, по-видимому, лимитируется влагой. В примитивной же супесчаной почве содержание влаги меньше, а расход ее растительным покровом более значителен за счет увеличения обилия особей, числа синузий и фотосинтезирующей поверхности растений. Корневая система в сообществе *Agropyron sibiricum* по весу почти в 2 раза превышает надземную массу, т. е. для обеспечения жизнедеятельности *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv. и *Carex physodes* М. В. (травянистых форм, доминирующих в сообществе) требуется гораздо больший объем корней, чем для кустарниковых форм.

Полукустарнички (изень, полынь) в песках по сравнению с глинистой пустыней имеют меньшую массу корней. У изеня, например, на 44 г надземной массы приходится 50 г корней, у полыни соответственно на 25.5 г — 48 г. Отсюда следует, что условия песков северных пустынь более благоприятны для развития зеленой надземной массы по сравнению с условиями в глинистой пустыне.

Песчаные пастбища, как правило, считаются круглогодичными. В Казахстане «кормовая ценность этих пастбищ, пригодных к использованию в течение всего года, очень высокая (70—80 кормовых единиц в 100 кг сухого корма)» (Пельт, 1968).

Таукумские пастбища в настоящее время используются преимущественно зимой. В табл. 7 приведена урожайность для основных типов пастбищ (в динамике). Наблюдения по динамике урожайности проводились в экологическом разрезе в 50 фитоценозах и на 10 стометровых площадках отрастания. Кроме запаса корма, учитывались потери на опад, на недостравленность пастбищ и на отрастание растений в зависимости от сезона стравливания.

На основании учета ритмов развития растений, температур воздуха и почвы, количества осадков, влажности почвы и воздуха разработаны феноклиматические сезоны (табл. 8). Даты начала и конца сезонов рассчитаны по среднесуточным данным станции Айдарлы.

Пастбища Тау-Кумов по динамике накопления кормовой массы относятся к типичным сообществам с двувёршинной кривой максимумов кормо-запаса (летом и осенью). По сравнению с наиболее высокой осенней урожайностью (средней) весенняя составляет от нее 45—50, летняя — 50—60 и зимняя — 30—50%. Осеннее отрастание полукустарничков при весеннем отчуждении дает прибавку урожая, в среднем равную 50%, отрастание еркека — не более 10%.

Наивысшую питательность все кормовые растения имеют весной в период отрастания до наступления летней засухи. В песчаной пустыне развитие эфемеров, эфемероидов и полукустарничков в силу лучших физических свойств песка идет интенсивнее, чем в глинистой пустыне, куда обычно перегоняют скот весной.

В песчаной пустыне Сары-Ишик-Отрау предшествующие исследователи (Гвоздева и др., 1961), учитывая по фазам вегетации кормовых растений содержание питательных веществ, витамина С, каротина и хлорофилла на первое место по кормовым достоинствам поставили *Carex physodes* М. В., *Eurotia ceratoides* (L.) С. А. Mey., *Artemisia terrae-albae*. *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv. и *Kochia prostrata* (L.) Schrad. По данным наших стационарных исследований в песках, особенно в зимний период, наибольший интерес представляют *Artemisia terrae-albae* Krasch., *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv., *Astragalus paucijugus* С. А. Mey., *Eurotia ceratoides* (L.) С. А. Mey., а затем *Kochia prostrata*

¹ Надземная часть *Astragalus paucijugus* С. А. Mey. вдвое превышает подземную так же, как у эремогенного кустарника-псаммофита *Ephedra strobilacea* Bge. (Мухаммедов, 1967).

ТАБЛИЦА 7

Динамика урожайности пастбищ Тау-Кумов по феноклиматическим сезонам (сухая масса в ц/га)

Феноклиматический сезон	Тип пастбища ¹						
	ass. Agropyron sibiricum — Calligonum leucocladium — C. alatifolium	ass. Agropyron sibiricum — Kochia prostrata	ass. Artemisia terrae-albae	ass. Artemisia terrae-albae — Kochia prostrata — Agropyron sibiricum	ass. Calligonum spp. — Astragalus paucijugus — Astragalus replicata	ass. Astragalus paucijugus	ass. Calligonum spp. — Kochia prostrata — Agropyron sibiricum — Artemisia terrae-albae
Холодная весна (1/III—13 IV)	0.18* 0.75	— 1.57	0.64 1.31	— 1.10	— 1.10	— 0.66	0.11 1.20
Теплая (продуктивная) весна (14 IV—25 V)	— 2.34	1.49 3.37	— 2.05	— 1.88	— 1.35	1.40 1.31	— 2.0
Жаркое (продуктивное) лето (26 V—1 VII)	3.32 3.38	9.6 4.04	6.01 2.90	6.10 3.45	5.18 1.45	4.63 3.01	6.23 3.38
Знойное лето (1 VII—4 IX)	3.61 2.97	6.63 5.30	4.13 2.29	5.42 5.35	5.48 3.56	3.22 2.04	6.17 3.95
Теплая (продуктивная) осень (5 IX—20 X)	3.0 4.16	10.96 5.21	5.98 6.10	7.54 4.79	5.24 4.16	5.59 3.19	5.13 5.73
Холодная осень (20 X—31 XI)	2.75 —	10.54 —	7.69 —	7.40 —	7.77 —	3.41 —	5.14 —
Зима (1 XII—28 II)	1.82 1.60	10.16 1.21	3.35 2.34	5.56 4.10	3.76 2.99	2.33 2.59	3.67 2.32

¹ Тип пастбища соответствует группе ассоциаций.

* В числителе приведена урожайность за 1966 г., в знаменателе — за 1967 г., тире означают отсутствие сведений.

Сезон	Климатические показатели						
	температура (в °С)		сумма осадков ¹	дата перехода через 10°	начало и конец заморозков	относи- тельная влажность воздуха (в %)	общий запас почвенной влаги (в мм) в слое
	воздуха	почвы					20 см 50 см 100 см
Холодная весна (1 III—13 IV)	—0.3	4	—	—	—	—	В апреле 14.9 39.3 64.0
Теплая (продук- тивная) весна (24 IV—25 V)	10.6—17.8	15—24	54—40.0	13 апре- ля	25 апре- ля	34 в ап- реле, 29 в мае	В мае 7.5 19.0 40.9
Жаркое (продук- тивное) лето (26 V—1 VII)	23.1	24—29	—	—	—	В июне 28	В июне 2.6 6.6 19.0
Знойное лето (1 VII—4 IX)	25.1—23.7	29	24—17.8	—	—	25 в ию- ле, 23 в авгу- сте	В июле 0.2 1.7 13.0
Теплая (продук- тивная) осень (5 IX—20 X)	16.0—7.3	11—19	—	5 октяб- ря	26 сен- тября	26 в сен- тябре, 36 в октябре	В августе 0.4 1.3 8.0 В сентябре 0.9 1.9 7.0 В октябре 8.3 14.4 27.0
Холодная осень (21 X—31 XI)	—0.8	4	26—19.2	—	—	—	В ноябре 11.9 21.6 34.0
Зима (1 XII—28 II)	—9.2 (—13.6)	—4 (—10)	31—23.0	—	—	—	В декабре 11.7 21.9 41.0

¹ Первая цифра — сумма осадков (в мм), вторая — сумма осадков (в % от общего

(L.) Schrad. На зимних пастбищах при наличии вышеперечисленных кормов почти не поедается *Carex physodes* M. B.

По содержанию протеина наиболее высокие показатели имеет *Eurotia ceratoides* (L.) С. А. Меу. (весной — 27—38%). У всех кормовых растений летом содержание протеина уменьшается в 2.5—3 раза, не восстанавливается во время осенней вегетации и продолжает падать зимой. По сумме углеводов на первом месте стоит *Agropyron sibiricum* (Willd.) Beauv. Наибольший процент углеводов у него накапливается к периоду плодоношения (40%) и снижается до 31% к концу зимы. У всех прочих кормовых растений максимум углеводов отмечается также в фазе бутонизации и плодоношения, к наступлению зимы растения содержат 21—33% углеводов.

Опытами установлено, что умеренные осенний и зимний выпасы не угнетают кормовых растений. После весеннего полного отчуждения отрастание происходит медленно, осенью; в засушливые годы оно почти отсутствует. Лучше других растений переносит отчуждение *Agropyron sibiricum*, хуже переносят его *Kochia prostrata*, *Artemisia terrae-albae* и *Eurotia ceratoides* (L.) С. А. Меу. К зиме отава составляет 30—40% корма (если принять за 100% запас без отчуждения). Летнее стравливание приводит, как правило, к очень незначительному осеннему отрастанию даже в хороший год. У полкустарничков и *Agropyron sibiricum* не образуется генеративных побегов, не происходит обсеменения.

При зимнем использовании песчаных пастбищ остается недоставленным 15—20% корма. За счет естественного опада и потерь при пастьбе теряется до 50% от общегодовой производительности кормов. Не используется скотом при пастьбе *Calligonum*, *Astragalus*, *Carex physodes*, мел-

Фенологическое состояние растений	Урожайность еркево- изеново- серополь- ных пастбищ (в ц/га)	Соотношение по кормовым группам (в %)		
		мелкотравье	еркек	полуку- старнички
Вегетация эфемеров, эфемероидов, гемизфемероидов, начало отрастания полукустарничков	1.10	17.2	26.4	56.4
Конец вегетации эфемероидов, колосение еркека, вегетация и цветение кустарников	1.88	23.3	17.8	58.9
Засыхание и опад эфемероидов, плодоношение еркека и кустарников, бутонизация полукустарничков	3.45	28.5	14.8	56.7
Летний опад. Замирание и перерыв вегетации полукустарничков, вегетация летне-осенних однолетников	5.35	56.2	5.2	38.6
Плодоношение полукустарничков	4.79	34.2	8.6	57.2
Время опад	—	—	—	—
Перерыв вегетации, опад	4.10	46.1	5.3	48.6

количества).

котравье. С опадом теряются многие питательные однолетники (*Corispermum lehmannianum* и др.).

Анализируя в связи с экологическими условиями полученные данные по динамике урожайности, питательности кормов и отрастанию, мы считаем существующее использование пастбищ недостаточно равномерным и интенсивным и предлагаем не только зимнее (широко практикуемое), но и осеннее и весеннее использование Таукумских пастбищ. Летний же выпас в песках не рационален. Отрастание после осенне-зимнего использования составляет 100%, после весеннего — 40—60%. Единовременно допустимо лишь двухсезонное использование. Лучшим представляется четырехгодовой пастбищеоборот: 1-й год — осень—зима, 2-й год — зима, 3-й год — зима—весна, 4-й год — зима.

ЛИТЕРАТУРА

Байгозова Г. А. (1967). Фенологические наблюдения в астрагальнике. Матер. конфер. молодых ученых, Алма-Ата. — Бедарев С. А. (1959). Динамика урожайности и химизм пастбищной растительности пустыни Сары-Ишик-Отрау (Приильская полоса). Тр. инст. ботаники АН КазССР. 6. — Бейдеман И. Н. (1960). Ритм сезонного хода интенсивности транспирации растений при разных типах водного режима почв. Бот. журн., 45, 8. — Беспалова З. Г. и И. В. Борисова. (1960). Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению биологии степных и пустынных растений и возрастного состава популяций. В сб.: Программно-методические записки по блокомплексному изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. — Вяткин М. К. (1948). О геоморфологии и некоторых моментах новейшей геологической истории южного Прибалхашья. Вестн. АН КазССР, 8. — Гаель А. Г. и Л. Ф. Смирнова. (1965). К вопросу о классификации легких почв по степени их ветровой эродированности. Почвоведение, 4. — Гаель А. Г. и А. А. Трушковский. (1962). Возраст и классификация почв на эоловых песках

степной зоны. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4. — Гвоздева Л. П., Е. П. Григорьева и Н. Б. Ковалева. (1961). Динамика урожайности и химизма пастбищной растительности песчаной пустыни Сары-Ишик-Отрау. Матер. Казахстанской конфер. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». — Геоморфологическая карта СССР. (1965). — Гордиенко И. И. (1968). Олешские пески и биогеоценотические связи в процессе их зарастания. Автореф. дисс. — Иванова В. П. (1967). Ритм сезонного развития растений некоторых формаций пустынь южного Прибалхашья. Матер. конфер. молодых ученых, Алма-Ата. — Мухаммедов Г. М. (1967). Биологическая продуктивность хвойника шишконосного *Ephedra strobilacea* Vge. в пустыне Кара-Кумы. Проблемы освоения пустынь, 3. — Пельт Н. Н. (1968). Развитие кормовой базы животноводства в СССР. — Ремезов Н. П., Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич. (1963). Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота надземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. Бот. журн., 48, 6. — Рустамов И. Г. (1965). Соотношение надземной и подземной масс растительности в некоторых пустынных сообществах. Бот. журн., 50, 6. — Свешникова В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. В сб.: Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям. — Флора Казахстана. (1956—1966), I—IX. — Юнатов А. А. (1960). О некоторых эколого-географических закономерностях растительного покрова Синьцзян-Уйгурского автономного района. В кн.: Природные условия Синьцзяна.

Институт ботаники
Академии наук Казахской ССР,
г. Алма-Ата.

(Получено 26 VIII 1969).

SUMMARY

Peculiarity of northern deserts was confirmed by long-term studies of the vegetation of Tau-Kumy Desert (Kazakhstan). This conclusion is based on the composition of the flora, predominating and endemic species and communities, on the rhythms of development and on the environmental conditions, including the water regime of soils and plants, revealed in the course of these studies. The pheno-climatic seasons established, the dynamics of the yielding capacity and the data of the observations on the growth of the aftermath of the forage plants made it possible to recommend autumn and spring grazing besides the utilization of sandy pastures in winter practiced at present.

УДК 581.3 : 576.12 : 582.951

Н. Г. Афанасьева

ЭНДОСПЕРМАЛЬНЫЕ ГАУСТОРИИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОЗНАНИЯ РОДА *VERONICA* L.

С 1 рисунком и 3 таблицами рисунков

N. G. AFANASIYEVA. ENDOSPERMAL HAUSTORIA AND THEIR SIGNIFICANCE FOR THE ELUCIDATION OF THE PHYLOGENY OF THE GENUS *VERONICA* L.

Эндосперм у видов рода *Veronica* L. развивается по клеточному типу и характеризуется образованием гаусториев. Эндоспермальные гаустории образуются в халазальном и микропилярном концах зародышевого мешка. Наблюдается значительное разнообразие их по времени возникновения, количеству клеток и ядер в них, на основании чего выделено нами четыре типа эндоспермальных гаусториев, которые имеют систематическое значение, характеризуя близкородственные секции и ряды в секциях. Данные по типам эндоспермальных гаусториев хорошо согласуются с кариотипами видов рода *Veronica* L.

Эндосперм видов рода *Veronica* L. развивается после двойного оплодотворения (он клеточного типа). При его развитии на халазальном и микропилярном концах зародышевого мешка образуются гаустории.

Характер развития гаусториев, как и самого эндосперма, настолько различен у разных видов, что приобретает определенное диагностическое значение, особенно для близкородственных групп вероник. На это указывали Шмид (Schmid, 1906), Чайдл (Gscheidle, 1924), Вайс (Weiss, 1932), Ямасаки (Yamazaki, 1957), Бенэрджи (Baneryi, 1961). Большинство этих авторов пользовалось старыми классификациями рода, предложенными Кохом (Koch, 1838 г.), Леманом (Lehman, 1919), Рёмпом (Römpf, 1928). В связи с дальнейшими уточнениями в систематике рода, сделанными А. Г. Борисовой (1955), исследование гаусториев в настоящее время представляет еще больший интерес.

В данной статье мы публикуем результаты собственных исследований развития и строения эндоспермальных гаусториев у разных видов вероник, сопоставляя их с данными, имеющимися в работах как вышеуказанных авторов, так и в работах Суэжа (Soueges, 1961), Воржеза (Vargese, 1963), Арекала (Arekal, 1963), Тиаги (Tiagi, 1963 г.).

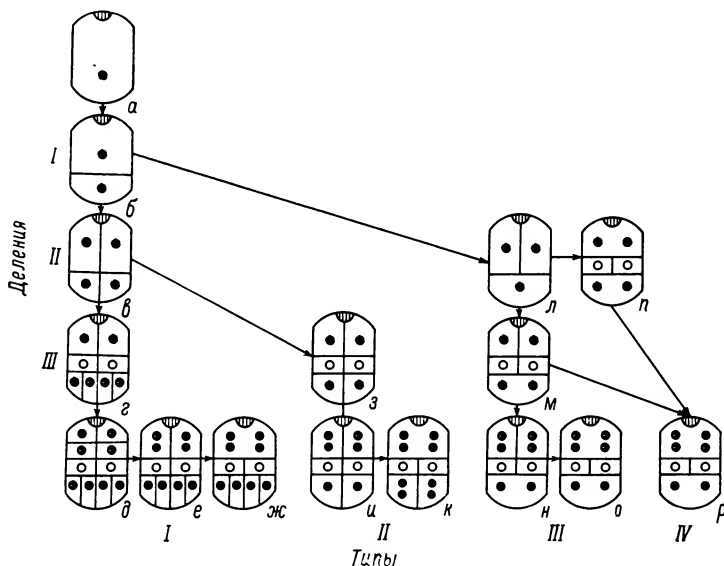
Исследование проводилось на материале, собранном в 1961—1967 гг. в Ленинградской и Закарпатской обл., в ТАССР и Армянской ССР. Фиксация и обработка его проводились по общепринятой цитологической методике (Навашин, 1934 г.). В качестве фиксатора мы пользовались смесью Навашина (10 : 1 : 4). Толщина срезов варьировалась в зависимости от стадий развития от 10 до 15 μ . Срезы окрашивались реактивом Шиффа (реакция Фельгена) с подкраской лихт-грюном.

Гинецей, плацентация, семяпочка и зародышевый мешок

Гинецей у видов рода *Veronica* L. паракарпный, двухгнездный с парипетальной плацентацией, у основания синкарпный конгенинтального происхождения. У разных видов вероник семяпочки маленькие или средних размеров в зависимости от их количества в каждом гнезде. Семяпочка тенуинуцеллярная с одним массивным интегументом и рано исчезающим нуцеллусом. К моменту созревания зародышевого мешка семяпочка становится гемитропной или анатропной. Степень поворота семяпочки на

разных стадиях развития зародышевого мешка у разных видов различна. что влияет на размер и форму зародышевых мешков, а позднее на характер развития эндосперма и его гаусториев. Это отмечено рядом авторов (Bachman, 1882; Soueges, 1961; Vargese, 1963).

Зародышевые мешки у вероник развиваются из халазальной макроспоры по нормальному типу (тип *Polygonum*). Нуделлус в ходе развития зародышевого мешка разрушается, остатки его клеток наблюдаются лишь у микропилярного и халазального концов; зародышевый мешок на большей части его длины окружен клетками интегументального тапетума, имеющими характерную таблитчатую форму. Внутри кутинизированной оболочки в клетках содержится плотная цитоплазма и крупные сильно



Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у видов рода *Veronica* L. подрода *Veronicella* (Fourr.) Boriss.

а—ж — развитие по I типу; а—в, з—к — развитие по II типу; а—б, л—о — развитие по III типу; а, б, л, — м, п, р развитие по IV типу.

хроматизированные ядра. У некоторых видов рода *Veronica* L. в халазальном конце, под зародышевым мешком, развивается гипостаза. Ее крупные клетки с толстыми оболочками заполнены плотным протопластом, который быстро разрушается.

Зародышевые мешки у вероник имеют хорошо выраженные три комплекса клеток: яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид с характерными выростами в районе микропиле; центральную клетку с двумя полярными ядрами (последние сливаются перед оплодотворением или в момент оплодотворения), антиподальный аппарат из трех небольших и рано исчезающих клеток — антипод. Форма и величина зародышевых мешков у разных видов вероник может быть различной, мы выделяем 3 формы их: грушевидные, шпательевидные и ланцетовидные (Афанасьева, 1968а).

После двойного оплодотворения первичное ядро эндосперма спускается к халазальному концу зародышевого мешка и делится, значительно опережая деление зиготы. Деление сопровождается заложением поперечной перегородки, разделяющей центральную клетку на меньшую — халазальную и большую — микропилярную. Последующее деление этих клеток у разных видов вероник проходит по-разному, в зависимости от чего было выделено несколько типов образования эндосперма и эндоспермальных гаусториев (см. работы Шмида, 1906; Чайдла, 1924; Вайса, 1932; Ямасаки, 1957; Бенэрджи, 1961). Мы также наблюдали несколько типов развития эндосперма и его гаусториев у разных видов вероник, принадлежащих разным систематическим группам (см. рисунок).

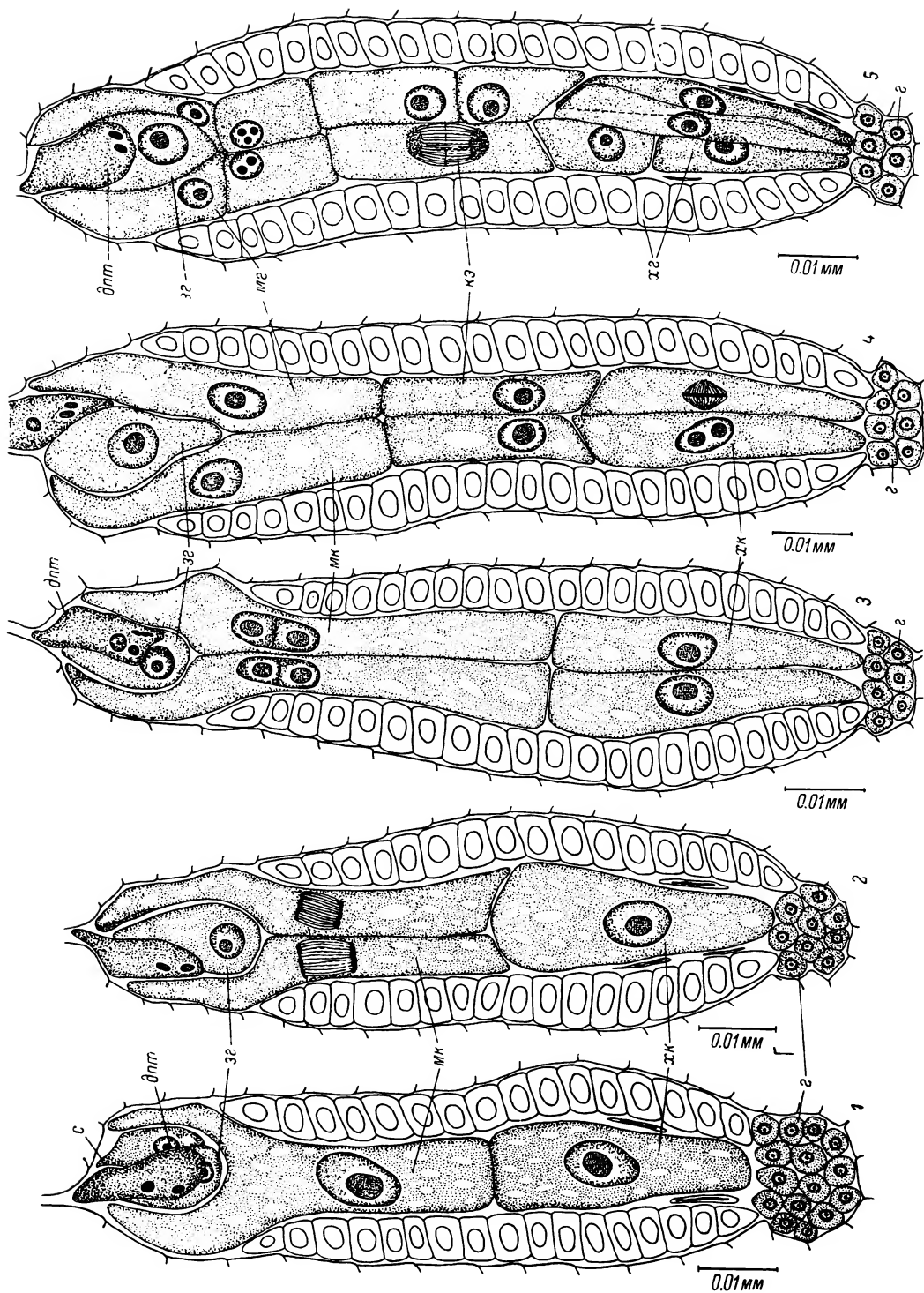
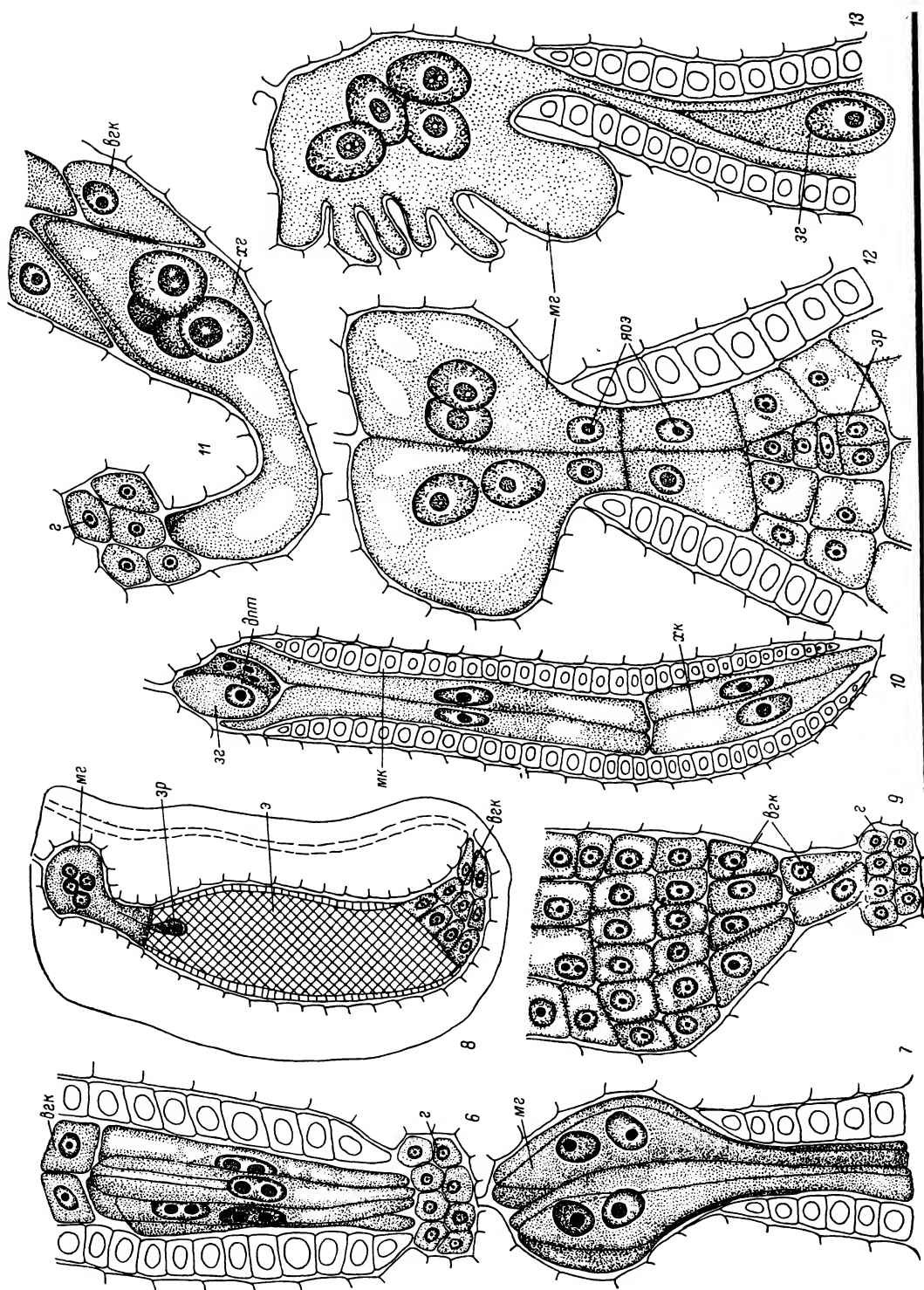


Таблица I
(См. продолжение)

Таблица 1 (продолжение)



Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев

Развитие эндосперма и гаусториев прослежено нами у вероник секции *Pseudolysimachia* C. Koch из подрода *Veronicella* (Fourr.) Boriss. и *V. sibirica* L. из подрода *Veronicastum* (Heister) Boriss.

Описание дается по результатам изучения развития эндосперма и его гаусториев у *V. spicata* L., *V. longifolia* L., *V. spuria* L., *V. incana* L., *V. sibirica* L. Семязачатки у этих видов мелкие, многочисленные, гемитропные или ана-гемитропные (по классификации М. И. Савченко и Г. А. Комар, 1965). Зародышевые мешки шишковидной формы. Развитие эндосперма проходит по I типу (см. рисунок, а—ж).

Первое деление первичного ядра эндосперма сопровождается поперечным разделением центральной клетки и образованием двух клеток: микропилярной и халазальной (табл. I, 1). Микропилярная клетка, разрастаясь к микропиле, окружает зиготу. Халазальная клетка разрастается к халазе и здесь контактирует с клетками гипостазы; антиподы к этому моменту уже исчезают, так же как и клетка нуцеллуса (табл. I, 1).

Второе деление в обеих клетках проходит продольно, сначала в микропилярной, а затем в халазальной (табл. I, 2, 3). Третье деление в двух микропилярных клетках поперечное, в результате образуются две клетки микропилярного гаустория и две клетки основного эндосперма (табл. I, 4). Клетки микропилярного гаустория сильно разрастаются в направлении микропиле, зигота же спускается между этими клетками в глубь зародышевого мешка. В двух халазальных клетках деления проходят вдоль и поперек, в результате чего образуются четыре клетки халазального гаустория (табл. I, 5). Они сильно вытягиваются, принимают конусовидную форму, расширяясь вблизи клеток основного эндосперма и суживаясь к халазе. Заполнены они густой цитоплазмой с крупными сильно гипертрофированными ядрами, содержащими по нескольку ядрышек (табл. I, 6). В клетках микропилярного гаустория также проходят деления вдоль и поперек, в результате образуются четыре клетки (табл. I, 7), поэтому микропилярный гаусторий вначале четырехклеточный, сверху он имеет сильно расширенную «головку», а внизу — узкую «шейку». Все ядра гаустория помещаются в «головке». Позднее в результате растворения оболочек клеток гаусторий становится одноклеточным, четырехъядерным. В клетках основного эндосперма, первоначально в двух, проходят многократные деления, в результате образуется многоклеточная ткань, в общем контуре принимающая эллипсоидальную форму (табл. I, 8); она расширяется к дорсальной стороне семязачатка и суживается в направлении обоих гаусториев. Клетки основного эндосперма сильно вакуолизированы, но вблизи гаусториев, особенно халазального,

Т а б л и ц а I

Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у видов рода *Veronica* L. секции *Pseudolysimachia* C. Koch, *Macrostemon* Boriss., *Chamaedrys* Griseb. (I и II типы).

1 — двухклеточный эндосперм *V. spuria* L., халазальная и микропилярная клетки, образовавшиеся в результате первого поперечного деления; 2 — трехклеточный эндосперм *V. spuria* L., 2 микропилярные клетки и 1 халазальная; 3 — четырехклеточный эндосперм *V. spuria*, 2 двухъядерные микропилярные клетки и 2 одноядерные халазальные клетки; 4 — шестиклеточный эндосперм *V. spuria*, 2 клетки микропилярного гаустория, 2 клетки основного эндосперма и 2 клетки халазального гаустория; 5 — эндосперм *V. spuria* с четырехклеточным микропилярным гаусторием, четырехклеточным халазальным и 3 клетками основного эндосперма; 6 — четырехклеточный халазальный гаусторий *V. spuria*, снизу контактирует с клетками гипостазы, сверху — со вторичными гаусториальными клетками, образовавшимися из основного эндосперма; 7 — четырехклеточный микропилярный гаусторий *V. incana* L.; 8 — семязачаток *V. spicata* L., виден основной эндосперм, зародыш и эндоспермальные клетки, образовавшиеся из основного эндосперма; 9 — четырехклеточный микропилярный гаусторий *V. spicata* L.; 10 — четырехклеточный эндосперм *V. maxima* Mill. после 3 делений; 11 — двухклеточный халазальный гаусторий *V. fruticulosa* L. (клетки налегают друг на друга), внизу видны клетки гипостазы, сверху — вторичные гаусториальные клетки; 12 — микропилярный конец зародышевого мешка *V. alpina* L., микропилярный гаусторий двухклеточный, в каждой клетке 2 собственных ядра и 2 ядра меньшего размера, мигрировавшие из клеток основного эндосперма; 13 — клетки основного эндосперма и развивающийся зародыш; 13 — одноклеточный четырехъядерный микропилярный гаусторий *V. maxima*, у основания «шейки» гаустория видна зигота.

МК — микропилярная клетка, ХК — халазальная клетка, ЗГ — зигота, С — синергиды, ДПТ — дополнительные пыльцевые трубки, Г — гипостаза, КЭ — клетки основного эндосперма, МГ — микропилярный гаусторий, ХГ — халазальный гаусторий, ВГК — вторичные гаусториальные клетки. Э — основной эндосперм, ЗР — зародыш.

они имеют густую цитоплазму и сильно гипертрофированные ядра. Позднее эти клетки замещают клетки гаусториев, особенно халазального гаустория, а потому их можно назвать вторичными гаусториальными клетками (табл. I, 9).

Такой ход развития эндосперма и эндоспермальных гаусториев мы относим к I типу; он наблюдался нами у всех вышеперечисленных видов вероник и только у *V. longifolia* микропилярная клетка делится всего лишь один раз, поэтому из нее образуется двухклеточный микропилярный гаусторий, второе деление ядер уже не сопровождается цитокинезом. В дальнейшем, после растворения перегородки между клетками, микропилярный гаусторий у *V. longifolia*, как и у других видов этой секции, становится одноклеточным, четырехъядерным. Об этом сообщает и Тиаги (1967 г.).

Следовательно, все виды секции *Pseudolysimachia* C. Koch обнаруживают большое сходство между собою по развитию и строению эндосперма и эндоспермальных гаусториев, что согласуется также и с морфологическими и кариотипическими данными. Основное число хромосом у них одинаковое — $x=17$: *V. spuria* L. $2n=34$ (Graze, 1933 г.; Мешкова, 1965); *V. spicata* L. $2n=34$ (Соколовская и Стрелкова, 1948 г.); $2n=68$ (Афанасьева и Мешкова, 1961, Мешкова, 1965); *V. incana* L. $2n=68$ (Graze, 1933 г.; Афанасьева и Мешкова, 1961; Мешкова, 1965); *V. longifolia* $2n=34$ (Graze, 1935 г.), $2n=68$ (Graze, 1933; Tischler, 1934; Мешкова, 1965).

Секция по ряду признаков монотипна и, по-видимому, наиболее примитивна в подроде *Veronicella* (Fourr.) Boriss., так как большое основное число хромосом ($x=17$) и первоначальная многоклеточность эндоспермальных гаусториев трактуются как признаки примитивные. Секция связывает подрод *Veronicella* с подродом *Veronicastrum* (Heister) Boriss., из состава которого нами исследовалась *V. sibirica* L. Она показала полнейшее сходство в развитии эндосперма и эндоспермальных гаусториев с только что описанными видами секции *Pseudolysimachia* C. Koch.

Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у видов рода *Veronica* L. секции *Macrostemon* Boriss. и некоторых видов секции *Chamaedrys* Griseb.

Развитие эндосперма и его гаусториев исследовано нами из состава секции *Macrostemon* у *V. alpina* L., *V. fruticulosa* Jacq. Данные по секции *Chamaedrys* Griseb. приводятся по результатам исследований *V. baumgartenii* Roem., *V. maxima* Mill., *V. dentata* Schmidt и *V. scutellata* L. У всех этих видов семязачатки многочисленные, мелкие, почти анатропные, с зародышевыми мешками шпательвидной формы, но с более расширенным микропилярным концом.

У видов секции *Macrostemon* развитие эндосперма проходит по II типу (см. рисунок, а—в, з—к). Первые три деления проходят так же, как и у первого типа, в результате образуются две клетки микропилярные и две клетки халазальные (табл. I, 10). В халазальных клетках следующее деление ядер проходит без цитокинеза, в результате образуется двухклеточный халазальный гаусторий, в каждой клетке по два ядра. Эти клетки нижними концами сильно вытягиваются в направлении проводящего пучка (табл. I, 11), а верхними как бы врастают в эндоспермальную ткань. Концы эти конусовидно заострены и окружены клетками основного эндосперма, принимающими характер вторичных гаусториальных клеток, которые позднее замещают клетки халазального гаустория.

Клетки микропилярного гаустория отчленяются после поперечного разделения двух микропилярных клеток, поэтому микропилярный гаусторий двухклеточный; благодаря последующему делению ядер без цитокинеза каждая клетка становится двухъядерной, а после растворения перегородки между клетками гаусторий будет одноклеточным четырехъядер-

ным. Он имеет в микропилярном конце сильно расширенную и разросшуюся к проводящему пучку «головку», нижняя же его часть вытягивается в узкую «шейку». Все четыре крупные и сильно гипертрофированные ядра гаустория помещаются в «головке», однако в «шейке» наблюдается несколько более мелких ядер, очевидно, мигрировавших из клеток основного эндосперма, которые принимают характер вторичных гаусториальных клеток (табл. I, 12). При дальнейшем развитии эндосперма и зародыша микропилярный гаусторий, сильно вакуолизируясь, деформируется, а его ядра гипертрофируются.

Приведенные особенности в развитии эндосперма и строении эндоспермальных гаусториев у вероник секции *Macrostemon* отличают их от вероник секции *Pseudolysimachia*. Это подтверждает правильность выделения А. Г. Борисовой секции *Macrostemon* из состава секции *Veronicastrum* (Römpf, 1928), которая объединяла виды секции *Macrostemon* и секции *Pseudolysimachia*. Правильность такого разделения подтверждается и данными по кариотипам. Основные числа хромосом для вероник секции *Macrostemon*: $x=9$, у *V. alpina* L. $2n=18$ (Соколовская и Стрелкова, 1960, 1962) и $2n=24$ (Мешкова, 1965) и $x=8$ у *V. fruticulosa* Jacq. $2n=16$ (Simonet, 1934 г.; Афанасьева и Мешкова, 1961).

У видов секции *Chamaedrys* Griseb. также характерным оказался II тип развития эндосперма (табл. I, 10, 13), кариотипы отличаются некоторым разнообразием основного числа. Для *V. maxima* Mill. (*V. urticifolia* Jacq.) $2n=64$ (Мешкова, 1965), для *V. scutellata* L. $2n=18$ (Scheerer, 1939 г.), для *V. officinalis* L. $2n=36$ (Böcher, 1944 г.; Мешкова, 1965), для *V. dentata* (*V. austriaca* L.) $2n=32, 48, 64$ (Scheerer, 1937 г.), для *V. baumgartenii* Roem. et Schult. пока данных нет, но в ядерных пластинках II деления мейоза нам удавалось подсчитать $n=18$. Следовательно, у этой группы вероник, так же как в секции *Macrostemon*, наблюдаются два основных числа: $x=8$ у *V. maxima* и *V. dentata* и $x=9$ у *V. scutellata*, *V. officinalis*, *V. baumgartenii*).

Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у вероник секции *Veronica*, *Chamaedrys* Griseb., *Omphalospora* Bess. и *Alsinebe* Griseb.

Характеристику секции *Veronica* мы даем по результатам исследования трех видов — *V. gentianoides* Vahl, *V. kemulariae* Kuthath. и *V. serpyllifolia* L. Вероники горечавковая и кемулярии ранее относились к секции *Veronicastrum* (Römpf, 1928) вместе с верониками секции *Pseudolysimachia*, а вероника тимьянолистная — к секции *Alsinebe* (Römpf, 1928), но по развитию эндосперма и строению эндоспермальных гаусториев они оказались сходными.

В многочисленных мелких, почти анатропных семязпочках развиваются зародышевые мешки шпательвидной формы. Эндосперм развивается по III типу (см. рисунок, а, б, л—о). Клетка халазального гаустория отделяется после первого деления ядра эндосперма. Ядро ее делится, но цитокинеза не происходит, и таким образом отделяется одноклетный, двухъядерный халазальный гаусторий (табл. II, 1). Позднее верхняя часть его окружается вторичными гаусториальными клетками, образующимися из клеток основного эндосперма, а своим нижним концом гаусторий загibaется к проводящему пучку (табл. II, 3), еще позднее он замещается вторичными гаусториальными клетками (табл. II, 4). После двух делений первоначально отделившейся микропилярной клетки, одного продольного и одного поперечного, образуется двухклеточный микропилярный гаусторий, в каждой клетке которого по два ядра, так как перед этим ядра разделились без цитокинеза. После растворения оболочек гаусторий становится одноклеточным, четырехъядерным (табл. II, 2, 4). Он характеризуется односторонним разрастанием верхнего конца «головки» к проводящему пучку, а его нижний конец сужен в «шейку».

Наши описания развития эндосперма и строения эндоспермальных гаусториев у вероник секции *Veronica* совпадают с описаниями Чайдла и Вайса, которые они дают для этих же видов (*V. scutellata* L. и *V. serpyllifolia* L.).

Сходство в эмбриологических особенностях этих вероник совпадает с их сходством в кариотипах, основное число хромосом $x=8$: у *V. gentianoides* Vahl $2n=48$ (Lehman, 1944 г.; Афанасьева и Мешкова, 1961; Мешкова, 1965), у *V. kemulariae* Kuthath. $2n=48$ (Мешкова, 1965); но для *V. serpyllifolia* L. $x=7$, так как $2n=14$ (Simonet, 1934 г.; Соколовская, 1953 г.).

У исследованных вероник секции *Chamaedrys* Griseb. *V. chamaedrys* L. и *V. teucrium* L. также наблюдался III тип развития эндосперма. У этих видов в завязи значительно меньшее количество семян, они более крупные, анатропные. Зародышевые мешки грушевидной формы с сильным расширением микропилярного конца и значительным сужением всей остальной его части. Халазальный гаусторий образуется после поперечного деления центральной клетки. Он одноклеточный, двухъядерный, по мере развития сильно разрастается в двух направлениях — к проводящему пучку и к халазе, при этом цитоплазма его сильно вакуолизируется. Ядра спускаются в конец, направленный к проводящему пучку (табл. II, 5, 6).

Микропилярный гаусторий образуется после третьего поперечного деления, которому предшествует продольное. Сначала гаусторий двухклеточный и в каждой клетке по 1 ядру, но затем ядра делятся без цитокинеза; после растворения клеточных оболочек гаусторий становится одноклеточным, четырехъядерным. Его микропилярный конец в виде небольшой «головки» односторонне разрастается к проводящему пучку и в ней помещаются все 4 ядра (табл. II, 6), нижний конец имеет вид короткой «шейки». Основной эндосперм небольших размеров, бочонковидной формы, вблизи халазального гаустория сужен в короткую «шейку», которая выполнена вторичными гаусториальными клетками, образовавшимися из клеток основного эндосперма.

Сходство вероник дубравной и широколистной не только в развитии и строении эндосперма и эндоспермальных гаусториев, но и в кариотипах, основное число хромосом $x=8$: у *V. chamaedrys* L. $2n=32$ (Simonet, 1934 г.; Мешкова, 1965), у *V. teucrium* L. $2n=64$ (Scheerer, 1937 г.; Brandt, 1952 г.; Мешкова, 1965). По III типу развивается эндосперм и у 2 других вероник секции *Chamaedrys* — *V. montana* L. и *V. prostrata* L., но халазальный гаусторий у них небольшой и разрастается только в направлении проводящего пучка. Вначале он одноклеточный, но потом может разделиться и стать двухклеточным, в каждой клетке с 1 ядром; вскоре он замещается вторичными гаусториальными клетками из основного эндосперма. Микропилярный гаусторий вначале двухклеточный, позднее одноклеточный двухъядерный. По кариотипическим данным они также имеют сходство: у *V. prostrata* L. $2n=16$ (Lehman, 1944 г.; Scheerer, 1937 г.; Brandt, 1953 г.), у *V. montana* L. $2n=32$ (Schmid, 1906; Николаева, 1924 г.), т. е. $x=8$.

По III же типу развивается эндосперм и у вероник секции *Beccabunga* Griseb. — *V. anagallis-aquatica* L., *V. beccabunga* L., *V. anagallidiformis* Boreau, *V. oxycarpa* Boiss. У этих вероник семяпочки анатропные, более крупные, чем у предыдущих видов, количество их в завязи еще достаточно большое. Зародышевые мешки шпательвидной формы, имеют значительно расширенный микропилярный конец, в остальной части они значительно сужены.

Халазальный гаусторий образуется после первого поперечного деления, поэтому он одноклеточный, двухъядерный, имеет конусовидную форму, сильно заострен в направлении ткани основного эндосперма; заостренный верхний конец гаустория окружен вторичными гаусториальными клетками, позднее замещающими основной гаусторий. Нижний

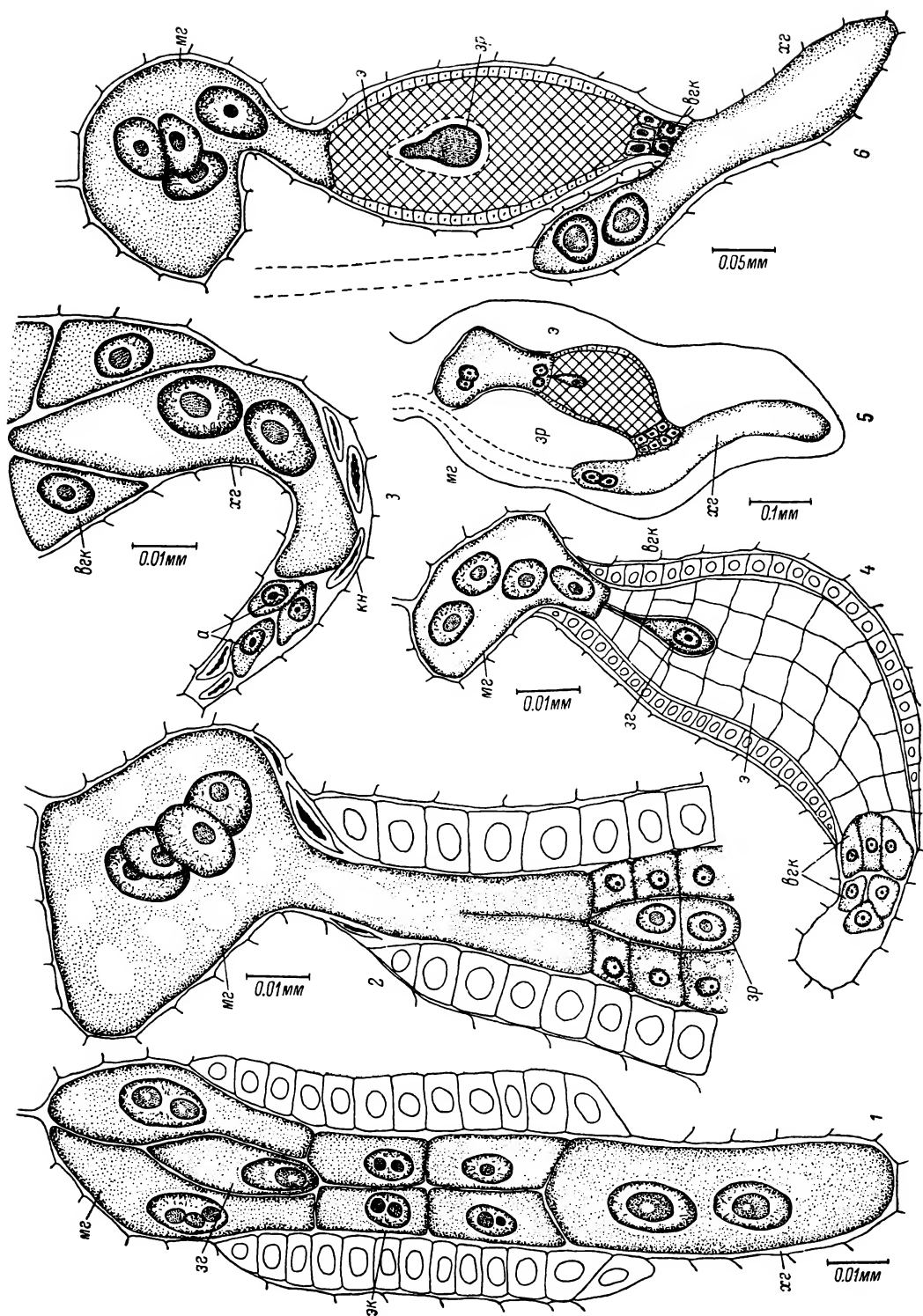
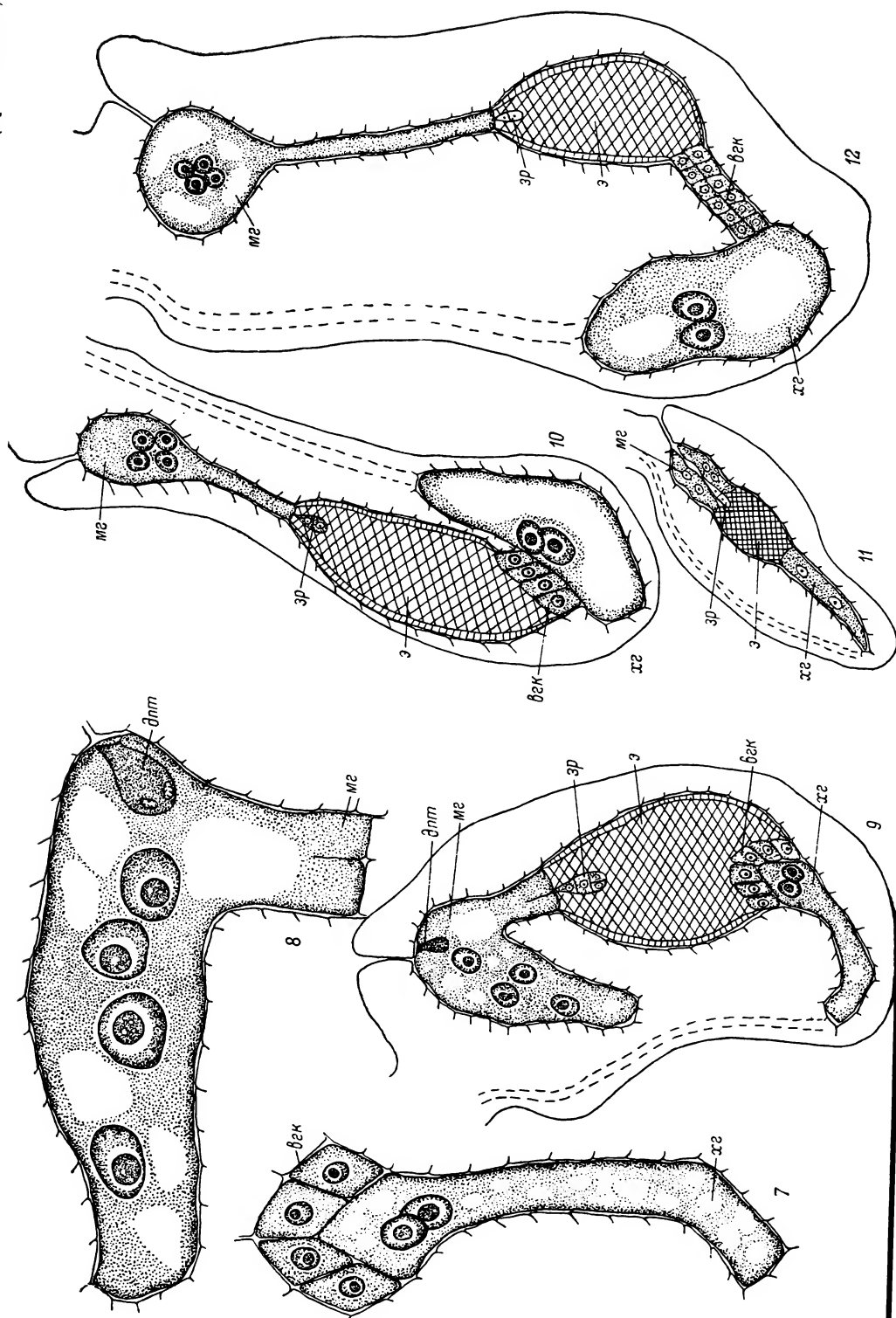


Таблица II
(См. продолжение)

Таблица II (продолжение)



конец гаустория также сильно вытягивается и погибает к проводящему пучку (табл. II, 7).

Микропилярный гаусторий образуется после третьего, поперечного деления, перед этим в микропилярной клетке происходит продольное деление. Он сначала двухклеточный, в каждой клетке по 2 ядра (ядра делились без цитокинеза), после растворения оболочек гаусторий становится одноклеточным, четырехъядерным (табл. II, 8). Его верхняя часть в виде «головки» сильно разрастается к проводящему пучку, в ней помещаются все 4 ядра, очень крупные и сильно гипертрофированные. На «головке» часто наблюдаются все еще остающиеся здесь разрушенные синергиды с дополнительными пыльцевыми трубками и спермиями в них. В направлении основного эндосперма гаусторий сужен в короткую «шейку», раздвоенную на конце, что говорит о бывшей двухклеточности гаустория.

Основной эндосперм бочонковидной формы. Его клетки у халазального и микропилярного гаустория превращаются во вторичные гаусториальные клетки (табл. II, 9), позднее они замещают халазальный гаусторий. Большое сходство этих вероник в строении эндосперма и эндоспермальных гаусториев подтверждается морфологическим и кариотипическим сходством, основное число хромосом для всех $x=9$: *V. beccabunga* L. $2n=18$ (Schlenker, 1936 г.; Ehrenberg, 1945 г.; Мешкова, 1965), *V. anagallis-aquatica* L. $2n=36$ (Ehrenberg, 1945 г.; Афанасьева и Мешкова, 1961), *V. oxycarpa* Boiss. $2n=18$ (Schlenker, 1936 г.; Афанасьева и Мешкова, 1961; Мешкова, 1965); *V. anagallidiformis* Boreau $2n=18$ (Schlenker, 1936 г.). Секция во всех отношениях является весьма цельной.

По III типу проходит развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у вероник секции *Omphalospora* Bess. — *V. persica* Poir. и *V. agrestis* L.

В их завязях семязпочек немного, они крупные, полностью анатропные, содержат зародышевые мешки грушевидной формы. Халазальный гаусторий образуется после первого поперечного деления, одноклеточный, двухъядерный, при разрастании сильно вакуолизируется. Ядра помещаются в верхнем конце гаустория. Близлежащие клетки основного эндосперма превращаются во вторичные гаусториальные клетки. Микропилярный гаусторий образуется после 3 поперечного деления, которому предшествует продольное. Он сначала двухклеточный, деление ядер в клетках не сопровождается цитокинезом, поэтому клетки двухъядерные. После растворения оболочек гаусторий одноклеточный, четырехъядерный. Его верхняя часть имеет вид небольшой «головки», в ней находятся все 4 ядра. В нижней части гаусторий сильно сужен в длинную, тонкую «шейку» (табл. II, 12). Ткань основного эндосперма небольшая, неправильной грушевидной формы, с разрастанием к дорсальной стороне семя-

Т а б л и ц а II

Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у видов рода *Veronica* L. секций *Veronica*, *Chamaedrys* Griseb., *Beccabunga* Griseb., *Omphalospora* Bess., *Alsinebe* Griseb. (II и III типы).

1 — развитие эндосперма у *V. teucrium* L., сверху видны 2 клетки микропилярного гаустория (клетки еще одноядерные), в центре — 4 клетки основного эндосперма, снизу — одноклеточный двухъядерный халазальный гаусторий; 2 — микропилярный гаусторий *V. serpyllifolia* L. после растворения перегородки, снизу — двухклеточный зародыш; 3 — одноклеточный двухъядерный халазальный гаусторий *V. serpyllifolia*, снизу видны антиподы и остатки клеток нуцеллярного колпачка, сверху — вторичные гаусториальные клетки; 4 — эндосперм *V. gentianoides* Vahl, в микропилярном конце одноклеточный четырехъядерный гаусторий, в халазальном конце вторичные гаусториальные клетки; 5 — семязпочка *V. chamaedrys* L. с эндоспермом и гаусториями — одноклеточным четырехъядерным микропилярным и одноклеточным двухъядерным халазальным; 6 — эндосперм *V. teucrium* с одноклеточным четырехъядерным микропилярным и одноклеточным двухъядерным халазальным гаусториями; 7 — одноклеточный двухъядерный халазальный гаусторий *V. oxycarpa* L.; 8 — микропилярный гаусторий *V. beccabunga* L. с сильно разросшейся «головкой» и короткой «шейкой», справа наверху видны остатки дополнительной пыльцевой трубки; 9 — семязпочка *V. anagallis-aquatica* L. с эндоспермом, зародышем, гаусториями: одноклеточным четырехъядерным микропилярным и одноклеточным двухъядерным халазальным; 10 — семязпочка *V. arvensis* L. с эндоспермом, развивающимся зародышем и гаусториями — одноклеточным, четырехъядерным микропилярным и одноклеточным двухъядерным халазальным; 11 — семязпочка *V. terna* L. с эндоспермом и двухклеточным микропилярным и одноклеточным халазальным гаусториями; 12 — семязпочка *V. agrestis* L. с эндоспермом и гаусториями — одноклеточным четырехъядерным микропилярным и одноклеточным двухъядерным халазальным. Буквенные обозначения те же, что и в табл. I.

почки; в халазальном конце основной эндосперм резко сужается, образуя «шейку», заполненную вторичными гаусториальными клетками. Сходство обеих вероник этой секции в развитии и строении эндосперма и его гаусториев согласуется с их морфологическим сходством, у них крупные, сильно сплюснутые с боков коробочки, имеется сходство и в кариотипах: у *V. persica* Poir. $2n=28$ (Beatus, 1934; Yamashita, 1937 г.; Мешкова, 1965), у *V. agrestis* L. $2n=14$ (Yamashita, 1937 г.) и $2n=28$ (Wulf, 1937 г.), основное число хромосом у обоих видов $x=7$.

По III типу развиваются эндосперм и эндоспермальные гаустории у вероник секции *Alsinebe* Griseb.: *V. arvensis* L., *V. dillenii* Crantz и *V. verna* L. В их завязях имеются немногочисленные, крупные, анатропные семязпочки. Зародышевые мешки грушевидно-ланцетовидной формы, с сильным расширением в средней части зародышевого мешка.

Халазальный гаусторий образуется после первого поперечного деления: он одноклеточный, двухъядерный, сильно разрастающийся к проводящему пучку (табл. II, 10, 11). Микропилярный гаусторий образуется после третьего поперечного деления, перед которым происходит продольное деление микропилярной клетки, поэтому гаусторий сначала двухклеточный, в каждой клетке по 2 ядра (четвертое деление не сопровождалось цитокинезом). После растворения оболочек гаусторий становится одноклеточным, четырехъядерным. Его микропилярный конец расширен в небольшую «головку», а нижний сужен в довольно длинную «шейку». Между тремя верониками этой секции имеется большое морфологическое сходство, особенно близкими оказываются *V. verna* и *V. dillenii*, у которых и кариотипы одинаковы ($x=8$): *V. verna* L. (Hofelich, 1935 г.), *V. dillenii* Crantz $2n=16$ (Hofelich, 1935), поэтому нам кажется правильнее рассматривать *V. dillenii* как разновидность *V. verna*, тем более что в природных условиях они обе встречаются на одних и тех же местах произрастания. У *V. arvensis* L. $2n=14$ (Yamashita, 1937 г.; Афанасьева и Мешкова, 1961), т. е. $x=7$.

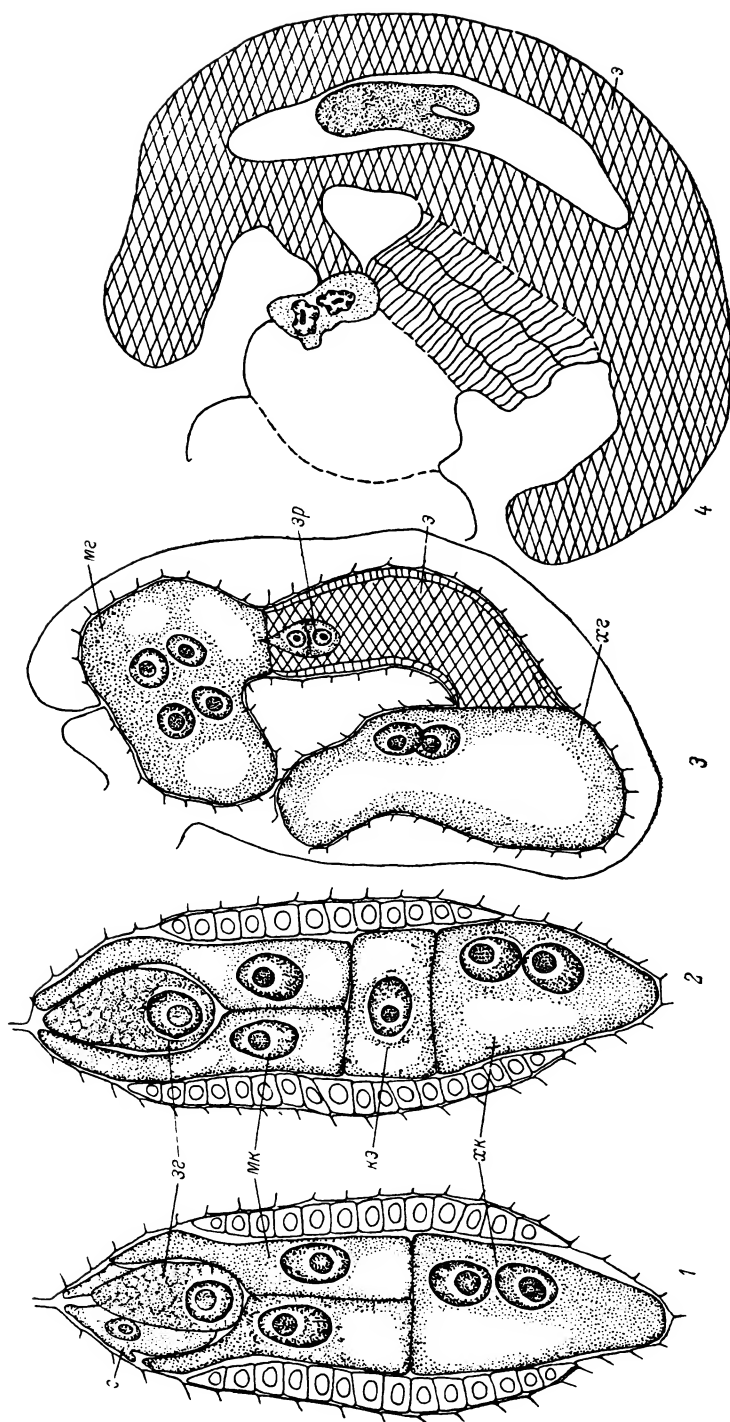
Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у вероник секции *Megasperma* Boriss.

Развитие эндосперма и его гаусториев наблюдалось нами у *V. hederifolia* L. У этого вида семязпочек в завязи немного, они очень крупные, амфитропные. Зародышевые мешки ланцетовидные, несколько выгнутые к дорсальной стороне семязпочки в средней части зародышевого мешка.

Развитие эндосперма и его гаусториев происходит по IV типу (см. рисунок, а, б, л, п, р). После первого поперечного деления образуются микропилярная клетка и клетка халазального гаустория. Ядро этой клетки делится без цитокинеза, поэтому халазальный гаусторий является одноклеточным, двухъядерным.

Микропилярная клетка, подвергаясь второму делению, разделяется или поперек, как это имело место в наблюдениях Вайса (Weiss, 1932), или вдоль, как наблюдалось Ямазаки (Yamazaki, 1957). При последующем делении в обоих случаях образуется двухклеточный микропилярный гаусторий, сначала в каждой клетке по 1 ядру, а затем по 2 (деление ядер не сопровождается цитокинезом). Мы наблюдали оба случая деления (табл. III, 1, 2). В дальнейшем оба гаустория (и микропилярный, и халазальный) сильно разрастаются в направлении проводящего пучка, разрастание сопровождается сильной вакуолизацией. Необычное разрастание обоих гаусториев и ткани основного эндосперма, которая здесь куполовидно изгибается к дорсальной стороне семязпочки (табл. III, 3), являются особенностью этой вероники (Tulasne, 1849 г.; Bachman, 1882; Weiss, 1932; Yamazaki, 1957).

Уклонения в развитии и строении эндосперма и его гаусториев у вероники плющелистной, по нашему мнению, вполне согласуются с ее морфологическими уклонениями от видов секций *Omphalospora* и *Alsinebe*, с которыми она ранее объединялась в одну секцию *Alsinebe* (Römpf,



Т а б л и ц а III

Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у *V. hederifolia* L. секции *Megasperma* Boriss. (IV тип).

1 — трехклеточный эндосперм; верхняя клетка поделилась вдоль, халазальная клетка разделилась без цитотомии; 2 — четырехклеточный эндосперм; халазальная клетка двухъядерная, микропиллярными клетками 2, в середине инициальная клетка основного эндосперма; 3 — семязпочка с сильно разросшимися и вакуолизированными эндоспермальными гаусториями, основной эндосперм куполовидно разросся в сторону дорсальной части семязпочки; 4 — более зрелая семязпочка с сильно разросшимися и выгнутым к дорсальной стороне эндоспермом; видны остатки микропиллярного гаустория; развивающийся зародыш лежит в области лизирующих клеток эндосперма. Буквенные обозначения те же, что и в табл. I.

1928). Следовательно, эмбриологические особенности подтверждают правильность ее выделения в секцию *Megasperma* (Lehm.) Boriss., которое было сделано А. Г. Борисовой (1955) на основании строения плодов и семян, но основное число кариотипа у нее, так же как и у некоторых видов секции *Omphalospora* и *Alsinebe*, — $x=7$, а $2n=56$ (Hofelich, 1935; Мешкова, 1965).

Схема, иллюстрирующая развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у исследованных вероник, являющаяся некоторым изменением схемы ЯмасакИ (Yamazaki, 1957), приведена нами на рисунке.

Выводы

Развитие эндосперма и эндоспермальных гаусториев у видов рода *Veronica* L. проходит довольно разнообразно, оно характеризует определенные систематические группы (секции, ряды).

Размер и форма гаусториев зависят от характера первых делений эндосперма, что в свою очередь зависит от размеров и формы зародышевых мешков и семязпочек. В зависимости от характера первых делений выделяются типы образования эндосперма. Эти типы и характер образующихся эндоспермальных гаусториев характеризуют близкие систематические группы вероник (подроды, секции, ряды) и большей частью хорошо согласуются с морфологическими и кариотипическими особенностями видов — основным числом хромосом.

Представляется возможность выделить систематические секции рода *Veronica* L., однородные по строению эндоспермальных гаусториев (*Pseudolysimachia*, *Beccabunga*, *Veronica*, *Macrostemon*) и разнородные (*Chamaedrys*, *Alsinebe*). Для последних необходимо продолжить эмбриологические и кариологические исследования.

Использование особенностей строения и развития эндоспермальных гаусториев в целях выяснения систематических и филогенетических взаимоотношений внутри рода *Veronica* L. возможно и необходимо, но в сочетании с другими признаками и прежде всего с морфологическими и кариологическими (основным числом хромосом).

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Н. Г. (1963). Применение сравнительно-эмбриологического метода к филогении рода *Veronica* L. Тез. V совещ. эмбриологов, Л. — Афанасьева Н. Г. (1968а). Сравнительно-эмбриологическое изучение женского гаметофита рода *Veronica* L. Сб. кратких сообщ., I. Казанск. ун-в. — Афанасьева Н. Г. (1968б). Эндоспермальные гаустории в роде *Veronica* L. и их значение в систематике рода. Рефер. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфол. раст. — Афанасьева Н. Г. и Л. З. Мешкова. (1961). Применение карио-географического исследования к филогении рода *Veronica* L. Бот. журн., 44, 1. — Афанасьева Н. Г., Л. З. Мешкова и Е. И. Михайлова. (1965). Цито-эмбриологические особенности *V. alpina* L. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 3/35. — Болховских З. В., В. Г. Гриф, А. И. Захарьева и Т. С. Матвеева. (1969). Хромосомные числа цветковых растений. Атлас. — Борисова А. Г. (1955). Флора СССР, XXII. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. Пробл. бот., III. — Мешкова Л. З. (1965). Применение кариологических исследований к филогении рода *Veronica* L. Автореф. дисс. — Никитичева З. И. (1966). К эмбриологии *Lathraea squamaria* L. Бот. журн., 51, 11. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Савченко М. И. и Г. А. Комар. (1965). Морфология семязпочек некоторых однодольных. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Arekal G. D. (1963). Embryological studies in Canadian representatives of the tribe *Rhinanthaeae* *Scrophulariaceae*. Canad. Journ. Bot., 41, 2. — Bachman E. T. (1882). Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschale der *Scrophulariaceae*. Nova Acta Leop., 43, 1. — Banerji J. (1961). The Endosperm in *Scrophulariaceae*. Journ. Indian Bot. Soc., XL, 1. — Darlington A. A. P. Wylie. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. — Gscheidle A. (1924). Über Haustoriebildung in der Gattung *Veronica* und ihre systematische Wertung. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, 117. — Lehman E. (1919). Über Merkmalseinheiten in der *Veronica* Section *Alsinebe*. Zeitschrift für Botanik, 19, 577. — Römp p H. (1928). Die Verwandtschaftsverhältnisse in

der Gattung *Veronica*. — Schmid E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beih. bot. Zbl., 1, 20. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Soueges R. (1961). Embryogenie des *Scrophulariaceae*. Developpement de l'embryon chez le *Veronica arvensis* L. C. R. Acad. Sci. Paris, 172: 703—705. — Tischler G. (1934). Die chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Vargese T. M. (1963). Studies in the family *Scrophulariaceae*. 1. A contribution to the embryology of *Veronica agrestis* L. Proceed. Indian Acad. Sci., 6. — Weiss G. (1932). Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung *Veronica*. Flora, 69 oder Allgem. botan. Zeit. 126. — Yamazaki T. (1957). Taxonomical and phylogenetic studies of *Scrophulariaceae-Veronicae* with special reference to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sec. III, 7, 1—2: 92—162.

Казанский государственный университет
им. В. И. Ульянова (Ленина).

(Получено 3 II 1970).

S U M M A R Y

Endospermal haustoria in species of *Veronica* L. develop close to the cellular endosperm at its chalazal and micropylar ends. They are diverse, their diversity depending on the shape and size of the ovule and of the embryosac; it is determined by the character of the initiation of septa after the first divisions of the endosperm.

The four types of the development of the endosperm and its haustoria encountered in the genus *Veronica* are characteristic of separate sections and species of this genus. This observation is in agreement with other traits of similarity, both morphological and karyological (pertaining to the basic chromosome number, x) within these taxa. For the investigation of the phylogenetic interrelations within the genus *Veronica* it is necessary to take into consideration the data on the development and the structure of the endosperm and of its haustoria alongside of other morphological and karyological characters.

УДК 581.9 + 571.56

В. Б. Куваев, Н. С. Водопьянова и С. Ю. Андрулайтис

К ФЛОРЕ БАСЕЙНА ОЗЕРА НЯКШИНГДА
(ЮГ ПУТОРАНЫ)

С 1 картой

V. B. KUVAYEV, N. S. VODOPYANOVA AND S. U. ANDRULAITIS.
A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE FLORA OF THE LAKE NIAKSHINGDA
BASIN (SOUTHERN PART OF THE PUTORAN MTS. ...)

Авторы — участники комплексной экспедиции Лимнологич. инст. СО АН СССР — исследовали в 1968 г. флору гор Путорана, почти неизученных во флористическом отношении. Исследованиями охвачена территория до 800 кв. км. В статье приводится 258 видов сосудистых растений. Кратко характеризуются их высотное распределение, связь с ботаникогеографическими поясами, экология, ценоотическая приуроченность. Краткий анализ состава флоры приводит к заключению о ее переходном характере, слабой выраженности эндемизма, преобладании связей с флорами северо-востока Азии.

До последних лет горы Путорана во флористическом отношении представляли белое пятно. Кроме 2 кратких сообщений Н. Г. Москаленко (1965, 1967) флористические данные можно было найти в некоторых работах, касающихся флористики только попутно (Пармузин, 1959; Мироненко, 1968, и немногие другие). Косвенно об этой флоре позволяли судить источники, касающиеся соседних территорий (Schmidt, 1872; Толмачев, 1932—1935; Серебряков, 1960; Тихомиров, 1966, и др.). Ряд прямых указаний включает предпринятое А. И. Толмачевым издание Арктической флоры СССР (1960—1966). Но только коллекции О. Н. Мироненко позволили сделать первое относительно обстоятельное флористическое сообщение по восточной части Путораны (Мироненко и др., 1969 г.). Прочие районы Путораны, кроме окрестностей Норильска, по-прежнему представляют для флориста *tabula rasa*. Данное сугубо предварительное сообщение о флоре юга Путораны основано преимущественно на сборах одного сезона Путоранской экспедицией ЛИИ СО АН СССР 1968 г., руководимой Ю. П. Пармузиным.

Юг траппового плато Путорана с преобладанием базальтов входит в подзоны северной тайги с господством лиственницы (Геоботаническая карта СССР, 1954). Максимальные высоты в районе работ, охватывающем бассейн оз. Някшингда, в том числе место расположения метеостанции Агата (см. карту), достигают 1000 м.¹ Важнейшие ботаникогеографические пояса — лесной, подгольцовый (ольховниковый) и горно-тундровый.

В предлагаемом списке числа после названия вида означают нижний высотный предел, максимум высотной приуроченности (иногда совпадает с одним из пределов), верхний предел распространения вида в метрах. В скобках приводятся высоты единичных находений за пределами массового распространения вида. Для более редких видов приводится только высота, на которой они были собраны. Римской цифрой указывается номер высотной группы: I — растения приозерий; II —

¹ Высоты над уровнем моря; экспозиции склонов для краткости обозначаются начальными буквами (В — восточная, З — западная и т. д.).

р. горной тайги; III — р. лесного пояса; IV — р. лесного пояса, заходящие в тундры; V — высотные убиквисты; VI — р. верхнего предела древесной растительности и приозерий; VII — р. верхнего предела древесной растительности; VIII — горнотундровые р., заходящие в леса; IX — р. горных тундр и приозерий; X — горнотундровые р.; XI — р. верхней части горнотундрового пояса (классификация групп Куваева, 1969 г.). Коллекции хранятся в гербариях Института физиологии и биохимии растений СО АН СССР (Иркутск) и Всесоюзного института лекарственных растений (Московская обл.).

1. *Woodsia glabella* R. Br. 400 м. Изредка в расщелинах влажных скал, главным образом в поясе лиственничной тайги с елью.

2. *W. ilvensis* R. Br. Лесной пояс. В расщелинах скал близ русла ручья.

3. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. Лесной пояс. В расщелинах мокрых скал.

4. *Dryopteris continentalis* Petrov (*Carpogymnia continentalis* [Petrov] Löve). 400 м. Самое западное нахождение из известных в настоящее время. Лесной пояс (скалы, каменные россыпи и т. п.).

5. *D. fragrans* (L.) Schott: 300, 450, 700 (800); IV. Весьма обычно во всех поясах на каменных россыпях под базальтовыми уступами, на скалах и т. п.

6. *D. linnaeana* C. Christ. (*Carpogymnia dryopteris* [L.] Löve). 385—400. Отмечался на откосах из заросших базальтовых глыб и по расщелинам влажных скал в таежном поясе.

7. *Athyrium crenatum* (Sommerf.) Rupr. (*Diplazium sibiricum* [Turcz.] Jermy). (300), 400, (500); II. В сомкнутой лиственничной и елово-лиственничной тайге на влажных мягких северных и восточных склонах и у ручьев, зарослями.

8. *Cryptogramma stelleri* (Gmel.) Prantl. Лесной пояс. В расщелинах скал близ русла ручья.

9. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. Лесной пояс. Задернованные уступы скал в русле ручья; луговины на песке по р. Бельдами.

10. *Equisetum arvense* L. ssp. *arvense*. 500 м. Лесной пояс. Лиственничник с ольхой;

ssp. *boreale* (Bong.) Rupr. 275, 600, 800 (900); V. Высотный убиквист, встречающийся практически на всех высотах, во всех ценозах района; особенно обилён в сообществах приозерий (песчаные береговые валы и т. п.) и в разнотравье у верхней границы древесной растительности.

11. *E. palustre* L. 275; I. Отмечался в травяных ценозах по приустьевым расширениям рек с усиленным увлажнением.

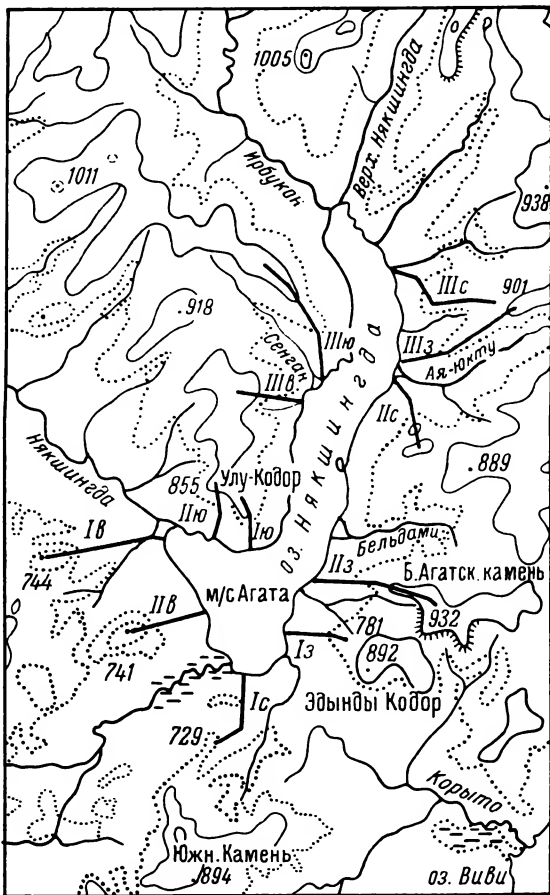


Схема бассейна оз. Някшингда и расположение профилей (I в, II в и т. д.), к которым привязывались флористические сборы.

12. *E. pratense* Ehrh. 275, 600, 700; III. Как и *E. arvense* ssp. *boreale*, имеет максимумы высотной приуроченности в приозерьях и сообществах с разнотравьем у верхней границы древесной растительности (березняки и пр.), но верхняя граница проходит гораздо ниже.

13. *E. scirpoides* Michx. 275, 500, 800 (900); IV. Типичное таежное растение; изредка в подгольцовом и горнотундровом поясах. Обычен в лесах с участием березы.

14. *E. silvaticum* L. 300—500; VII. Наиболее требовательный из хвощей, тяготеющий к сообществам с травяным покровом, располагающимся ниже верхней границы древесной растительности, реже в приозерьях (редкостойные лиственничники с елью и гиннами, заболоченные голубичные лиственничники и т. п.).

15. *E. variegatum* Schleich. Изредка по приречным хорошо увлажненным и дренированным луговинам и на замшелых берегах (лев. приток р. Някшингды у ее истока, 295 м, и др.).

16. *Lycopodium alpinum* L. 600; VII. Тяготеет к верхнему пределу древесной растительности, но встречается изредка и в приозерьях.

17. *L. annotinum* L. (350) 400—600; III. Типичное растение таежного пояса (березняки, лиственничные леса с березой, багульниковые лиственничники и пр.); иногда образует почти сплошной покров.

18. *L. annotinum* var. *pungens* Desv. (*L. pungens* La Pyl.).¹ 275, 500—600, 700; III. Гораздо обычнее типичной формы; нередко образует покров под пологом березняков, редкостойных лиственничников и т. п.

19. *L. clavatum* L. ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Sel. (*L. lagopus* (Laest.) Zins. 600; VII. Отмечался изредка у верхней границы древесной растительности (березняки с лиственницей и пр.).

20. *L. complanatum* L. var. *chamaecyparissus* A. Br. (*L. tristachyum* Pursh) (400) 500—600; VII. Распространение — как *L. clavatum*; встречается еще реже. Отмечался в подгольцовых ольховниках.

21. *L. selago* L. 400; II. Довольно редко в таежном поясе (граница гари и лиственничного редколесья с голубикой). В наших сборах представлена var. *laxum* Desv.

22. *L. selago* ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. (*L. appressum* Petrov) 275, 700, 900; IX. Наиболее обычная форма баранца в Путоране, массово представленная в верхней части пояса ольховников и на участках тундры среди лиственничных редиц.

23. *Selaginella selaginoides* (L.) Link. 700; VII. Одно из типичных растений подгольцового пояса (подгольцовые кустарники ниже снежников, тундровые луговины по водосборным воронкам, верховьям ручьев и пр.).

24. *Picea obovata* Ledeb. 275, 500, 600; II. Соспоподствует с лиственницей в поясе, занимающем интервал в среднем 400—500 м (на В склонах 305—580, на З — 455—555 м), по-видимому, соответствующий высотам с благоприятным влиянием температурных инверсий. Составляет разреженный ярус в березовых криволесьях; чистых насаждений не образует.

25. *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv. (*L. gmelini* [Rupr.] Kusen.). 275, 400, 800 (900); IV. Господствующая порода района. По окраске шишек преобладает f. *erythrocarpa*. Особенности высотного распределения охарактеризованы ранее (Куваев, 1969 г.); там же описана f. *brachiolepis* Kuv., с плечевидно вырезанными чешуями шишек. Заходит в горные тундры, приобретая там форму низкого (до 1.5—2 м) деревца или стланника и сохраняя способность к плодоношению.

26. *L. sibirica* Ledeb. var. *polaris* Dyl. (*L. russica* [Endl.] Sabine v. *polaris* Dyl.). ~600; VII. Типичная порода верхнего предела древесной растительности, находящая здесь свою восточную границу. В сочетании

¹ Поскольку большинство из таксонов, принимаемых нами в ранге внутривидовых, во «Флоре СССР» и других источниках относится к самостоятельным видам, мы им присваиваем для облегчения сопоставлений самостоятельные номера.

с гибридами *L. dahurica* полностью заменяет на указанном пределе последнюю (но только на В и Ю склонах). Способна противостоять ей, видимо, при наличии повышенного снегонакопления.

L. dahurica × *sibirica*. Гибриды с преобладанием признаков *L. dahurica* также тяготеют к верхнему пределу древесной растительности, но встречаются и в приозерьях.

Гибриды с преобладанием признаков *L. sibirica* распространены подобно предыдущим.

L. czezanowski Szafer. Данный гибрид, представляющий, видимо, гетерозисную форму и отличающийся от прочих крупными шишками с отогнутыми чешуями, мощным ростом и т. п., целесообразно выделять особо. Распространение — как у *L. sibirica* (полупарковые лиственничники с березой по В склонам и пр.).

27. *Juniperus sibirica* Burgsd. 275, 500—600, 700; III. По всему лесному поясу (различные лиственничники и пр.), иногда в подгольцовых ольховниках.

28. *Anthoxanthum odoratum* ssp. *alpinum* Löve (*A. alpinum* A. et D. Löve). 600—650 м. Опушки и поляны среди разреженных лиственничников близ верхнего предела лесов. Отмечен на С и Ю склонах. Довольно редко.

29. *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult. 500, 800—900, 900; VIII. Типична для горнотундрового пояса (суховатые тундры — щербисто-лишайниковые и пр.); заходит в леса.

30. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. 700, 800, 900; XI. Верхний отдел горнотундрового пояса (пятнистые осоковые тундры с ивами и пр.).

31. *Calamagrostis holmii* Lge. В елово-лиственничном мохово-разнотравном лесу.

32. *C. lapponica* (Wahlb.) Hartm. 300, 500, 900; IV. В отличие от других районов, где данный вид является по преимуществу горнотундровым, на юге Путораны он встречается больше в лесном поясе (лиственничные редколесья с ерником, песчаные береговые валы).

33. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. 275, 500; II. В отличие от *C. lapponica* связан только с таежным поясом. Обычен не только в собственно таежных, но и в березовых лесах.

34. *C. purpurea* (Trin.) Trin. (*C. langsdorffii* [Link] Trin. p. p.). 275, 600—700, ~750; VI. Тяготеет к верхней части лесного пояса (разнотравные леса с березой, подгольцовые тальники и пр.) и приозерьям. Преимущественно в вегетативном состоянии.

35. *Deschampsia glauca* Hartm. 500, 800, 900; VIII. Горнотундровый вид (кладониево-алекториевые, сырые мохово-лишайниковые и прочие тундры); нередок в верхнем отделе лесного пояса.

36. *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. 275; I. Восточный вид; в Путоране близок к западному пределу. Отмечался только на приозерьях (прогретаемые пригорки в расположении метеорологической станции Агата и пр.).

37. *Trisetum spicatum* (L.) Richt. 450—600. Отмечался только по луговинам и кустарникам на песчано-валунных речных аллювиях (р. Сенган).

38. *T. subalpestre* (Hartm.) Neum. 600; VII. Редкое восточносибирское растение верхнего предела древесной растительности (прямостоящие березняки, сырые щербистые площадки в заболоченных ерниках и пр.).

39. *Poa alpigena* (Fr.) Lindm. 600, 700, 915; VII. Сообщества подгольцового пояса, реже сырые травяные участки в горнотундровом поясе.

40. *P. alpina* L. Приозерья и горнотундровый пояс. Отмечена также в лесном поясе (русло временного потока).

41. *P. glauca* Vahl. До 800 м, редко выше. По распространению сходна с *P. alpina*, но связана с сухими (щербистыми и т. п.) субстратами.

42. *P. pratensis* L. 275 (400); I. Отмечалась главным образом на приозерьях; собрана у мс Агата.

43. *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. Лесной и подгольцовый пояса (осыпи, песчаные валы), до 600 м.

44. *Puccinellia hauptiana* (Krecz.) Kitag. Приозерья. Собрана у мс Агата.

45. *Festuca altaica* Trin. 275, 500, 700; III. Наиболее обычный злак лесного пояса (березовые криволесья с лиственницей, различные лиственничники и пр.); заходит в подгольцовые ольховники.

46. *F. ovina* L. s. l. (*F. supina* Schur). 400, 700, 800; VII. Наиболее обычна в подгольцовом и смежных поясах. В лесной пояс заходит по щебнистым осыпям, задерненным уступам скал; отмечена в приозерьях (на тропе).

47. *F. rubra* L. s. str. Собрана в бассейне оз. Виви. Возможно нахождение на Някшингде.

48. *F. rubra* L. s. l. (*F. cryochila* Krecz. et Bobr.). Не часто (прогретаемые пригорки у мс Агата и пр.).

49. *Argopyron confusum* Roshev. (*Roegneria confusa* [Roshev.] Nevski). Приозерья. Не часто. Столь далеко на западе этот злак, свойственный Северо-Востоку, ранее не отмечался.

50. *A. jacutense* Drob. (*R. jacutensis* [Drob.] Nevski). 275; I. Только на пологих песчаных гривах по берегам оз. Някшингда.

51. *A. latiglume* Holm (*R. scandica* Nevski). На песчаном береговом валу оз. Някшингда.

52. *Eriophorum angustifolium* Honck. 790—800 (1050). Подобно другим пушицам, относится к растениям преимущественно горнотундрового пояса (болотистые пятнистые тундры на плато и пр.), но менее обычна, чем они. Отмечена в подгольцовом поясе (ольховник влажно-травный).

53. *E. brachyantherum* Trautv. et Mey. Различные болота и заболоченные тундры, до 750 м и более.

54. *E. scheuchzeri* Норре. 275, 700, 900; IX. Горнотундровое; встречается также на приозерьях по долинам рек (ручей у мс Агата).

55. *E. vaginatum* L. 700, 800, >1000; X. Самый обычный вид пушицы, свойственный почти исключительно горнотундровому поясу (пятнистые осоковые тундры, тундры с ивой кривопочечной и др.). По заболоченным участкам заходит в пояс подгольцовых ольховников.

56. *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. Подгольцовый пояс, в ольховнике на мокром щебне.

57. *Carex aquatilis* Whlb. 275—285. Обводненные берега, заброшенные тропы и т. п. местообитания на уровнях озер. Наряду с совершенно типичной встречается форма, приближающаяся к *C. stans* Drej.

58. *Carex atrata* L. ssp. *perfusca* (V. Krecz.) Koyama. 465—600. Отмечалась на луговинах по долинам рек, в травянистых ложбинах в пределах лесного пояса; редко в более сухих березняках на пологих склонах (описание 75, 23 VII).

59. *C. ensifolia* Turcz. ex V. Krecz, ssp. *arctisibirica* Jurtz. 700—800, 900 и >; XI. Эдификатор пятнистых осоковых тундр, господствующих в верхнем отделе тундрового пояса. Встречается рассеянно в других типах тундр — мохово-лишайниковых и т. п.

60. *C. fuscidula* V. Krecz. 800—900; X. Вид горнотундрового пояса, свойственный преимущественно сыроватым травянистым тундрам. По окраинам мокрых щебнистых площадок отмечался в подгольцовых ольховниках.

61. *C. glacialis* Mack. 700, 800—900; XI. Высокогорная осочка, обычная на особенно суровых малоснежных обитаниях вершин (каменистые алекториевые, пятнистые кустарничково-алекториевые и прочие тундры).

62. *C. globularis* L. 275, 275, 500; I. Свойственна почти исключительно заболоченным безлесным сообществам озерных берегов и приозерным каскадировым лиственничникам, голубичным лиственничникам и т. п.

63. *C. loliacea* L. Торфяное болото по ручью южнее мс Агата, 278 м.

64. *C. magellanica* Lam. Редко. Окраина сырой сниженной тундры у подножия холма южнее мс Агата, у тропы, 277 м.

65. *C. melanocarpa* Cham. 600, 800, 900; VIII. Обыкновеннейшая осочка горнотундрового пояса (сухие алекториевые, сиверсиево-алекториевые и прочие тундры); заходит также в леса.

66. *C. misandra* R. Br. 650—700; X. Пятнистые тундры и лужайки на контакте горнотундрового и подгольцового поясов, обычно под базальтовыми уступами. Не часто.

67. *C. redowskiana* C. A. M. 275, 275, 700; III. По обилию и ценотической роли заменяют *C. melanocarpa* в нижней половине профиля (сырые листовничники, березовые криволесья и пр.). Отмечена в подгольцовых ольховниках.

68. *C. rostrata* Stokes (*C. inflata* auct. non Huds.). Торфяные берега водоема на В побережье оз. Някшингда южнее мс Агата, 278 м.

69. *C. rotundata* Whlb. Подгольцовый пояс. В ольховнике влажно-травном.

70. *C. sabynensis* Less. 275, 700, 800; IV. Обыкновеннейшая осока на юге Путораны, встречающаяся почти во всех сообществах до 750—800 м.

71. *C. saxatilis* L. Подгольцовый и горнотундровый пояса, заболоченные участки в ольховниках и т. п. Представлена главным образом ssp. *laxa* (Tr.) Kalela (*C. procerula* Krecz.).

72. *C. trautvetteriana* Kom. Гольцовый пояс. Лишайниково-щебнистая тундра, 800 м.

73. *C. vaginata* Tausch s. s. 275, 500, 700; III. Одна из обычных осок лесного и подгольцового поясов (кустарничковые, сфагновые листовничники и пр.).

74. *C. vaginata* ssp. *quasivaginata* (Clarke) Egor. (*C. algida* Turcz.). 400, 700—800, 900; VIII. Сменяет на профиле *C. vaginata* s. s.; максимум высотной приуроченности в горнотундровом поясе.

75. *C. wiluica* Meinsh. 275, 275, 300; I. Характерное растение приозерий, выше 300 м нами не отмечавшееся (местообитания с избыточным увлажнением у ручьев в ерниково-тальниковых редкостойных листовничниках, на заболоченных луговинах среди пойменных тальников и т. п.).

76. *Juncus biglumis* L. 800, 900, >900; XI. Один из наиболее характерных высокогорных видов; преимущественно на обнаженных пятнах мелкозема в пятнистых тундрах. Отмечен в подгольцовом ольховнике на влажной щебенке.

77. *J. castaneus* Sm. Сырые площадки в заболоченном ернике в лесном поясе и др.

78. *J. leucochlamys* var. *borealis* Tolm. 275, 650—700; IX. Один из типичных приозерно-горнотундровых видов. В приозерьях встречается на окраинах и лощинах торфяных болот; в пятнистых тундрах — по пятнам мелкозема.

79. *J. stygius* L. Подгольцовый пояс. Мокрые щебнистые участки в ольховнике.

80. *J. triglumis* L. 275, 600; IX. Редкое. Подножье холма у сниженной тундры южнее мс Агата. В подгольцовом и горнотундровом поясах — на пле у ручьев.

81. *Luzula confusa* Lihdb. 700—800 (850); X. Строго высокогорное; обычно на пятнах мелкозема в пятнистых алекториевых, каменистых лишайниковых и т. п. тундрах.

82. *L. multiflora* (Retz.) Lej. ssp. *sibirica* Kryl. et Serg., опр. А. И. Толмачев. Довольно редко; найдено вместе с *Juncus triglumis*. Отмечалось также на пятнах щебенки в листовничных рединах.

83. *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. 275, 600; VI. Один из видов, свойственных приозерьям (торфяные болота и пр.) и верхнему пределу древесной растительности (полупарковые листовничники и пр.).

84. *Tofieldia coccinea* Rich. (*T. nutans* Willd.) 700, 800, 900; X. Одно из характерных растений горнотундрового пояса (лишайниковые, дриадовые и т. п. тундры), обычное также в подгольцовых ольховниках.

85. *T. pusilla* (Michx.) Pers. (*T. palustris* Huds.) 275, 700; VI. Редкое. Приозерья (подножие холма среди сниженной тундры южнее метеостан-

ции Агата и др.); замшелые кочки и окраины щебенчатых площадок в подгольцовых ольховниках.

86. *Veratrum lobelianum* Bernh. var. *mišae* (Sir.) Loes. f. 500, 600, 750; VII. Форма малотипичная, представляющая переход к следующему виду. Специфична для разнотравных полупарков, прямоствольных березняков и т. п. сообществ ниже верхней границы древесной растительности, в условиях максимального снегонакопления.

87. *V. ozysepalum* Turcz. В разнотравьи по дренированным берегам речек и озер.

88. *Allium schoenoprasum* L. 275. I. Только на узких песчаных пляжах у озер.

89. *Lloydia serotina* (L.) Rchb. 700, 800, 1000; X. Один из наиболее характерных горнотундровых видов; на пятнах мелкозема встречается также в подгольцовых ольховниках.

90. *Salix bebbiana* Sarg. (*S. xerophila* Flod.). Лесной пояс: берега речек, склоны и пр.

91. *S. boganidensis* Trautv. (*S. kolymensis* Seemen). 275—500; II. Отмечалась в поясе горной тайги (редкостойные лиственничники, елово-лиственничная тайга) за границами ареала, приводимого А. К. Скворцовым (1968: 185), видимо, на западном пределе распространения. Встречается также в подгольцовом поясе — близ снежников и т. п.

92. *S. dasyclados* Wimm. 275; I. Отмечалась только по берегам оз. Някшингда у устьев речек (разнотравные лиственничники и пр.).

93. *S. glauca* L. 275; 275, 700; 900; V. Высотный убиквист, как и многие гипоарктические виды в данном районе. Наиболее обычна в приозерьях и подгольцовом поясе (лиственничные и елово-лиственничные редколесья с березой и т. п.).

S. glauca × *S. pulchra* Cham. 700, 800, 900; XI. Гибриды ив сизой и красивой весьма обычны на высших уровнях обследованных гор, в подпоясе пятнистых осоковых тундр.

94. *S. hastata* L. 275; 275, 600; 900; V. Подобно *S. glauca*, высотный убиквист, наиболее обычный в приозерьях и у верхнего предела древесной растительности; встречается довольно часто в прибрежных ольховниках.

95. *S. jensseensis* (Fr. Schmidt) Flod. 300, 400, 500; 550; II. Очень характерная ива, до 6 м высоты, обитающая в поясе горной тайги (преимущественно с елью).

96. *S. lanata* L. 275; 600; VI. Распространена в сырых тальниковых сообществах с редкостойной елью в поясе приозерной тайги и в подгольцовом поясе под длительно тающими снежниками; заходит в горные тундры.

97. *S. phylicifolia* L. s. l. 275—300, 700; III. По А. К. Скворцову (1968: 184) *S. phylicifolia* в Путоране заменяется *S. pulchra*. Здесь в качестве *S. phylicifolia* s. l. принимается высокорослая (до 3 м) форма, свойственная лесному поясу (лиственничные редколесья, таежные лиственничники и т. п.); от типичной *S. pulchra* отличается характером листовой пластинки.

98. *S. polaris* Whlb. 500, 800, 900; VIII. Этот горнотундровый вид в Путоране обычен также в полупарковых и т. п. лесах с зеленомошным покровом, где наблюдаются скопления снега, и на замшелых участках каменных россыпей.

99. *S. pulchra* Cham. 500, 800—900, 900; VIII. Горнотундровый вид (пятнистые осоковые, алекторицево-голубичные тундры с ивами и т. п.); заходит в леса. Для типичной формы *S. pulchra* (Верхоянье и др.), по нашим наблюдениям, характерны кожистые листья с наибольшей шириной выше середины, с очень четкими и частыми, строго параллельными жилками; у путоранской формы листья имеют характер, переходный к *S. phylicifolia*.

100. *S. recurvigemma* A. Skv. 600, 900, >900; XI. Характернейшая высокогорная ива, образующая ярус 30—40 см высотой в ивово-осоковых

алекториевых и т. п. тундрах по С склонам. Замещает в верхней части профиля *S. lanata*.

101. *S. reptans* Rupr. 800, 900, 1000; X. Сырые ивняково-осоковые и пятнистые лишайниково-осоковые высокогорные тундры, большей частью на скатах платообразных вершин с выходами грунтовых вод.

102. *S. reticulata* L. 500, 600, 800; VII. В отличие от других районов, на юге Путораны ива сетчатая встречается преимущественно в подгольцовых кустарниках, полупарковых лесах и других формациях у верхнего предела древесной растительности и даже в горной тайге, хотя заходит и в горные тундры.

103. *S. saposchnikovii* A. Skv. 400—600; III. По А. К. Скворцову (1968: 187), этот вид, чрезвычайно близкий к *S. arbuscula*, свойствен преимущественно Алтайско-Саянской горной системе и части Среднесибирского плоскогорья; нами обнаружен значительно севернее этих территорий. Как и *S. jensseensis*, встречается в таежном поясе, особенно в осветленных лиственничниках и березовых криволесьях.

104. *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. 275, 700—800, 900; IX. В Путоране один из сравнительно немногих характерных гольцово-тундровых видов, распространенных также по берегам озер; особенно характерен для пятнистых осоковых тундр, обычен также в сырых мохово-лишайниковых тундрах.

105. *Betula alba* L. s. l. (*B. pubescens* Ehrh. s. l.). 275, 300, 500, 700; III. Древовидная береза из секции *Albae* Rgl., отличающаяся от типичной *B. alba* более крупными листьями, нередко городчатыми по краю. Большая часть сборов относится к лишенной опушения f. *glauca*. Очень обычна как примесь на контакте приозерной и склоновой тайги; образует прямоствольные березняки ниже верхнего предела леса в поясе максимального снегонакопления (500—600 м).

106. *B. cfr. alba* var. *rhombifolia* Sukacz. (300) 400, 600, 600; VII. Необходимо более детальное изучение этой березы, могущее показать ее идентичность *B. tortuosa* Ledeb. Определенно тяготеет к верхней части лесного пояса и к десорбционным террасам¹ в этом поясе, где образует криволесья.

107. *B. cfr. kusmisscheffii* (Rgl.) Sukacz. 300, 500, 600; III. Крупный кустарник 2.5 м высоты, формой напоминающий *B. gmelini* Vge.; систематически близок к *B. alba* и, подобно ей, связан с лесным поясом, но преимущественно с его нижней (таежной) частью (березовые мелколесья на десорбционных террасах, в понижениях, на пологих скатах и т. п.).

108. *B. middendorffii* Trautv. et Mey. Вопрос о захождении типичной березы Миддендорфа на юг Путораны требует дальнейших подтверждений. Вполне типичный, но лишенный генеративных органов образец собран 19 VII в редкостойном лиственничнике по берегу оз. Някшингда у подножия горы Улу Родар, 275 м (№ 100—5).

109. *B. nana* L. × *B. exilis* Sukacz. 275, 700—800, 900; V. У подавляющего большинства наших сборов имеются отчетливые железки, но гораздо более рассеянные, чем у *B. exilis*, ряд сборов несколько приближается к *B. middendorffii*. Высотный убиквист, выклинивающийся только в поясе тайги с елью (400—500 м).

110. *B. pendula* Roth s. l. 300, 400; II. Белокорая форма, могущая отождествляться с б. повислой (*B. platyphylla* Sukacz.? листья ромбовидные), отмечалась в лесном поясе. № 12—4, 6 VII, редкостойный лиственничник на террасе над ЮВ берегом оз. Някшингда, 300 м; № 128—2, 23 VII, березняк с лиственницей на З склоне СЗ отрога выс. 901 над устьем р. Ая-Юкту, 590 м.

111. *Alnus fruticosa* Rupr. [*Alnaster fruticosa* (Rupr.) Ldb.]. 275, 400, 600, 800; IV. Юг Путораны — область исключительно буйного развития

¹ Десорбционными в геоморфологии называются террасы, слагающиеся подвижным обломочным материалом.

ольховника, часто образующего труднопроходимые заросли в таежном поясе, особенно по склонам речных долин; ольховник господствует и в подгольцовом поясе;

var. *microphylla* Scheutz. Отмечалась на контакте подгольцового и горнотундрового поясов, где образует густые низкие (~0.5 м) куртины, подобные ерниковым; обильно плодоносит.

112. *Rumex acetosa* L. ssp. *lapponicus* Hiit. (*R. arifolius* auct. non All.). 600; 700—800; 800; VII. Встречается как в горных тундрах, так и в верхней части лесного пояса, особенно тяготея к верхнему пределу древесной растительности (лиственничники с березой и пр.).

113. *R. arcticus* Trautv. 700, 800(850); X. Один из типичных горнотундровых видов, связанный с сырыми участками, пятнами мелкозема и т. п. Отмечался также в подгольцовых разнотравных ольховниках.

114. *Oxyria digyna* (L.) Hill. 700; X. По поведению в нашем районе близка к *Rumex arcticus*; предпочитает более дренированные обитания. Обычна среди камней.

115. *Polygonum bistorta* L. ssp. *bistorta*. 275, 600, 600; VI. Встречается на приозерных уровнях (влажные приречные лужайки и т. п.) и особенно в поясе максимального снегонакопления (полупарковые лиственничники и т. п.).

116. *P. bistorta* ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky. 700—900; X. Горнотундровый подвид, сменяющий на вертикальном профиле ssp. *bistorta* и соединенный с ним переходами. Заходит в подгольцовые ольховники.

117. *P. viviparum* L. 275, 275, 900; V. Высотный убиквист, наиболее обычный в приозерьях (моховые кочки по окраинам болот и т. п.), а также на задернелых уступах скал.

118. *Claytonia joanneana* Roem. et Schult. 800—900; XI. Типично высокогорное растение сырых тундр.

119. *Stellaria dahurica* Willd. ex Schlecht. Лесной пояс. Каменные россыпи на Ю склоне.

120. *S. peduncularis* Bge. 275, 275, >900; V. Высотный убиквист, особенно обычный в приозерьях и сырых горных тундрах.

121. *Cerastium jenisejense* Hult. (опр. А. И. Толмачев). Редкое: на прогреваемых пригорках у метеостанции Агата (280 м), по песчаным береговым отвалам и т. п.

122. *Minuartia arctica* (Stev.) Asch. et Gr. 700, 800, 900; X. Типично горнотундровое растение, свойственное более сухим щебнистым и каменистым обитаниям.

123. *M. biflora* (L.) Schinz. et Thell. Обычна на контакте подгольцового и горнотундрового поясов (пятнистые алекториновые тундры и т. п.).

124. *M. verna* (L.) Hiern. Лесной и гольцовый пояса. Каменистые и щебнистые участки.

125. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl. 275; I. В приозерьях, по долинам ручьев и рек.

126. *Silene chamarensis* Turcz. Горнотундровый пояс. С щебнисто-лишайниковой тундре.

127. *S. pauciflora* Ledeb. Высокогорный вид, свойственный малоснежным сухим местообитаниям.

128. *S. repens* Patr. Берега Някшингды (прогреваемые пригорки у метеостанции Агата, песчаные береговые отвалы).

129. *Gastrollychnis angustiflora* Rupr. (*Melandryum angustiflorum* [Rupr.] Walp.). Более сухие каменистые и щебнистые лишайниковые тундры, редко.

130. *G. uralensis* (Rupr.) Koshan. (*M. apetalum* [L.] Fenzl.). 700, 800, 900; XI. Высокогорный вид; изредка по пятнистым осоковым и прочим тундрам, а также на сырых щебнистых площадках в зарослях ерника.

131. *Caltha palustris* L. var. *sibirica* Rgl. (*C. sibirica* [Rgl.] Tolm.). Форма, переходная к *C. arctica* R. Br., собрана у устья ручья в расположении ме Агата (№ 34—12 24, VII, 270 м).

132. *Trollius asiaticus* L. 275, 600—700, 800; VI. Характерный представитель субальпийского разнотравья в Путоране, особенно под снежниками; встречается также по берегам озер.

133. *Trollius* sp. (cfr. *T. ledebour* Rchb). Нахождение этого, по преимуществу забайкальского вида нуждается в подтверждениях. Собран в долине ручья у метеостанции Агата, 7, VII, № 26—2, 278 м.

134. *Delphinium elatum* L. s. l. По опушению из отогнутых книзу волосков, антоциановой окраске стебля и т. п. напоминает *D. retropilosum* Nevski, но отличается более мелкими размерами всех органов, усеченным основанием листа и т. п. Преимущественно в приозерьях и речных поймах.

135. *Aconitum excelsum* Reichenb. 500, 600; VII. Один из типичных субальпийцев (леса с разнотравьем, ивняки в подгольцовом поясе и т. п.).

136. *Atragene sibirica* L. 275—700; III. Рассеянно по всему лесному поясу; заходит также в подгольцовый пояс (заросли ольховника).

137. *Ranunculus glabriusculus* Rupr. Подгольцовые разнотравные тальники у верхней границы леса на В склоне С части горы Улу Кодар, 610 м.

138. *R. lapponicus* L. 275, 300; II. Отмечался только в приозерной тайге по мшистым ложбинам и болотам, реже в заболоченных лиственничниках.

139. *R. monophyllus* Ovcz. 275, 600; VI. По берегам озер и в лесах с травяным покровом ниже верхней черты древесной растительности.

140. *R. nivalis* L. Тундровый пояс. На моховых дернинах среди камней у поздно тающих снежников.

141. *R. sulphureus* Soland. Тундровый пояс, там же, где и *R. nivalis*, а также по ручьям у воды.

142. *Thalictrum alpinum* L. (275) 500, 700—800, 900; VIII. Горнотундровый вид, заходящий в леса; отмечался в приозерной тайге. Особенно обычен в сырых вариантах тундр, по ложбинам в приозерной тайге и т. п.

143. *Th. minus* L. s. l. 275, 600, 700; VI. Распространен в поясе с максимальным снегонакоплением (березняки, лиственнично-березовые полупарки), но встречается и в приозерьях, где представлен дробным видом *Th. globiflorum* Ledeb.

144. *Papaver lapponicum* (A. Tolm.) Nordh. 700, 750; X. Горнотундровый вид; заходит в подгольцовый пояс. Пятнистые алекторијево-кладониевые и т. п. тундры. Не часто.

145. *Barbarea orthoceras* Ledeb. Приозерья. Прогреваемые пригорки у метеостанции Агата и песчаные береговые валы.

146. *Cardamine bellidifolia* L. 800, 900; XI. Типичное высокогорное растение, встречающееся изредка в каменистых алекторијевых и т. п. горных тундрах, на платообразных вершинах и по базальтовым откосам. Отмечено на щебнистой осыпи в лесном поясе.

147. *C. macrophylla* Willd. 275, 400, 600; III. Одно из распространеннейших растений, свойственных только лесному поясу (лиственничники с ольховником, приручейные сообщества, береговые галечники и т. п.).

148. *Draba fladnizensis* Wulf. Подгольцовый и тундровые пояса, на влажных осыпях и в щебнистой лишайниковой тундре.

149. *D. hirta* L. Изредка во всех поясах по мелкоземистым осыпям, россыпям и в каменистой лишайниковой тундре.

150. *D. lactea* Adams. Горнотундровый пояс, по вершинам. Редко.

151. *D. pseudopilosa* Pohle (опр. А. И. Толмачев). Распространение — как *D. lactea*.

152. *Parrya nudicaulis* (L.) Rgl. 700, 900, >900; XI. Подобно *Cardamine bellidifolia* типична для высокогорий (каменистые, пятнистые и т. п. тундры), но гораздо обильнее.

153. *Rhodiola rosea* L. 600—800. Подгольцовый и горнотундровый пояса, близ снежников, на скалах и по расщелинам среди камней.

154. *Saxifraga bronchialis* L. ssp. *spinulosa* (Adams) Hult. 700; 700, 800; X. Горнотундровый пояс (сухие каменистые, пятнистые и т. п.

тундры). Заходит также в лесной пояс (песчаные приозерные валы, осыпи).

155. *S. cernua* L. Берега озер и рек в лесном поясе.

156. *S. firma* Litw. 800. Тундровый пояс, щебнистые обитания.

157. *S. foliolosa* R. Br. Торфяник южнее метеостанции Агата, 277 м.

158. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. 700—800; X. Специфична для горнотундрового пояса (сырые варианты тундр — осоковые с ивами и др.).

159. *S. nelsoniana* D. Don, 500, 600, 800(900); VII. Тяготеет к поясу с повышенным снегонакоплением (моховые лишайничники, подгольцовые кустарники), но обычна и в горных тундрах; сменяет на профиле *S. punctata*.

160. *S. nivalis* L. Собрана в лесном поясе, в расщелинах скал по берегу.

161. *S. punctata* L. 275, 300—400, 400; II. Растение лесного, преимущественно горнотаежного пояса (у ручейков среди ольховника, в ерничково-тальниковых лишайничниках по расщелинам скал и т. п.).

162. *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Sm. До 800 м, в лесном и тундровом поясах, на скалах в щебнистой лишайниковой тундре.

163. *Chrysosplenium alternifolium* L. Как редкое — по приречным обитаниям.

164. *Ribes atropurpureum* C. A. M. От высоты 450 м в лесном и подгольцовом поясах (багульниковые лишайничники и редины).

165. *R. pauciflorum* C. A. M. 275, 400; II. Один из восточных видов, находящихся в Путоране западную границу. Изредка. Характерен для горнотаежного пояса (близ русел ручьев и т. п.).

166. *R. rubrum* L. 400—500. Лесной пояс, в ольховниковых лишайничниках.

167. *R. triste* Pall. 275, 400, 600; III. Как и *R. pauciflorum*, восточный вид, находящийся в Путоране западную границу. Горнолесной пояс (лишайничные редколесья и др.); максимум — у нижней границы тайги с елью.

168. *Spiraea media* Schmidt 275; I. Только на приозерных уровнях, по суховатым берегам и в пойменных разнотравных лесах.

169. *Sorbus sibirica* Hedl. (опр. В. Н. Ворошилов, Б. А. Юрцев). 275, 500, 500; II. Горнотаежное деревцо, по признакам переходное к *S. polaris* Koehne. На приозерьях обильно цветет и плодоносит.

170. *Rubus arcticus* L. 275, 275, 600; III. Весь лесной пояс (преимущественно приозерья); заходит в подгольцовый пояс.

171. *R. chamaemorus* L. 275; 275, 300; I. Пояс приозерной редкостной тайги, верховые болота и другие сообщества со сфагнами.

172. *R. humulifolius* C. A. M. 300, 400; II. Горнотаежное (зеленомошные леса с елью и т. п.).

173. *R. sachalinensis* Levl. 400, 400, 500; II. Пояс горной тайги, особенно с елью; главным образом по зарастающим каменным россыпям.

174. *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. 275; I. Суховатые участки по берегам озер; сухие луговины на окраине поселка метеостанции Агата; заходит на приозерные болота.

175. *Comarum palustre* L. 275; I. Лесной пояс (сырые берега ручьев и озер, болота).

176. *Potentilla gelida* C. A. M. 700, 800; X. Альпиец, свойственный в данном районе луговинам в горнотундровом поясе (отмечалась также в лесном поясе на лужайках среди кустов ольхи).

177. *P. inquinans* Turcz. Подгольцовый пояс, на каменных россыпях по Ю склону; среди камней по берегу оз. Някшингда.

178. *P. nivea* L. Горнотундровый пояс (каменистые тундры).

179. *P. stipularis* L. 275; I. Сухие пригорки у ручья в пос. метеостанции Агата, расщелины скал по ручьям; редко в каменистых тундрах.

180. *Sibbaldia procumbens* L. 700; X. Горнотундровый пояс, по луговинам на месте поздно стаивающих снежников и т. п.

181. *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle. 700, 900, >900; XI. Типичный высокогорный вид; обилие его повышается с возрастом высоты. Сухие щебнистые тундры.
182. *Dryas punctata* Juz. (275) 600, 900, >900; XI. Высокогорное растение, отмечается также по берегам озер (на галечных валах и т. п.) и в подгольцовом поясе на щебнистых площадках; эдификатор или доминант большей части тундр в Путоране. Признаки промежуточные между типичной *D. punctata* и *D. octopetala* L.
183. *Sanguisorba officinalis* L. s. l. (*S. polygama* Nyl.). 275; I. Сырые песчаные и галечные пляжи у уреза озер. Типичная форма отличается одиночной круглой головкой менее 1 см в поперечнике на невысокой (15—20 см) безлистной цветочной стрелке.
184. *Rosa acicularis* Lindl. 275, 500, 700; III. Лесной пояс, менее обычна в подгольцовом поясе, в разнообразных сообществах; очень обильно цветет.
185. *Hedysarum obscurum* L. s. l. (*H. arcticum* B. Fedtsch.). Горно-тундровые луговины, мохово-осоковые и каменистые тундры и приозерья; до 750 м.
186. *Geranium bifolium* Patr. (*G. asiaticum* Serg.). 275, 600, 800; VI. Субальпийское разнотравье в поясе максимального снегонакопления (березняки, полупарки и т. п.), луговины по ручьям, изредка берега озер.
- 187—188. *Empetrum nigrum* L. s. l. 275, 275, >900; V. Высотный убиквист; обычнее в лесном поясе. Отмечено 2 «мелких вида»: *E. subholarcticum* V. Vassil. (*E. androgynum* V. Vassil.) в приозерных лиственничниках и *E. arcticum* V. Vassil. в горных тундрах до 900 м и выше, а также в таежном поясе.
189. *Viola biflora* L. 400, 500—600 (700); VII. Характерна для верхней части лесного пояса; отмечалась также в приозерьях по моховым ложбинам и на влажных осыпях в подгольцовом поясе.
190. *V. epipsila* Ledeb. ssp. *repens* W. Bokr. (*V. repens* Turcz.). 275, 300; I. Изредка по берегам в разнотравных лиственничниках и по луговинам.
191. *V. selkirkii* Pursh. Подгольцовый пояс, на влажных осыпях среди ольхи, 600 м.
192. *V. uniflora* L. 500—700 (800); VII. Верхняя часть лесного пояса (аспект в лесах с березой). Отмечена также в тундровом поясе среди ив и на задерненных участках.
193. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. 275, 600; VI. Верхний предел лесного пояса; приозерья, пойменные лиственничники, изредка.
194. *Ch. latifolium* (L.) Th. Fr. et Lange. 275; I. Только пляжи у озерных берегов и прибрежные тальники.
195. *Archangelica officinalis* Hoffm. var. *decurrens* Lall. 275, 600; VI. Пояс максимального снегонакопления (разнотравные леса) и приозерья — среди камней по ручьям и т. п.; «Рябиновый мыс» на З берегу оз. Някшингда и др.
196. *Pleurospermum uralense* Hoffm. 500, 600, 700; VII. Типичный представитель субальпийского разнотравья на верхнем пределе лесов, у их опушек и т. п.; отмечался на галечниках по ручьям.
197. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. 275, 700, 900, >900; IX. Характерный представитель горнотундровых видов, спускающихся в приозерья (прибрежные кустарники и т. п.). Обычен в среднеувлажненных тундрах и на щебнистых открытых обитаниях.
198. *Peucedanum salinum* Pall. Лесной пояс, в пойменных лиственничниках с елью.
199. *Pyrola grandiflora* Rad. 275, 600, 900; V. Высотный убиквист с максимумом в поясе наибольшего снегонакопления ниже верхнего предела древесной растительности.
200. *P. incarnata* Fisch. ex DC. 275, 400, 500; II. Пояс горной тайги (ольховниковые лиственничники, елово-лиственничные леса и т. п.).

201. *Ramischia obtusata* (Turcz.) Freyn. 300, 500, 900; IV. Лесной пояс. в различных типах горной тайги и приречных лесов; изредка в горных тундрах. Встречаются формы, более близкие к *R. secunda* (L.) Garcke.

202. *Ledum palustre* L. 275, 275, 400, 700; III. Весь лесной пояс; особенно обилен (soc.) под пологом редкостойной приозерной лиственничной тайги.

203. *L. palustre* var. *decumbens* Ait. 700, 800, 900; X. Сменяет *L. palustre* в подгольцовом (ольховники) и особенно горнотундровом поясах.

204. *Rhododendron aureum* Georgi. 400, 700, 800. Характерный кустарник подгольцового пояса (массово — только В склоны, вместе с *Alnus fruticosa*). Восточный вид, находящийся в нашем районе северо-западный предел своего распространения.

205. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. 700, 800, 900; X. Характерный горнотундровый вид, на сырых участках образующий своеобразные касиопейные тундры; обычен также на сырых прогалинах в подгольцовых ольховниках.

206. *Andromeda polifolia* L. 275; I. Только болотистые (обычно открытые) участки приозерий; var. *pusilla* Pall. 700—900; X, горнотундровый и подгольцовый пояса, пятнистые тундры, ольховники и т. п., изредка, от типичной формы отделяется значительным перерывом в распространении (весь лесной пояс).

207. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. 275—300; I. Верный вид пояса приозерной тайги (лиственничные заболоченные редколесья и т. п.).

208. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu. 275, 700—800; 800; IX. Горные тундры (особенно сырые) и подгольцовые кустарники, а также берега озер и пояс приозерной тайги (багульниковые лиственничники).

209. *Vaccinium myrtillus* L. 500, 600, 600; VII. Верхняя половина лесного пояса (разнотравные леса с березой, елью и пр.).

210. *V. uliginosum* L. 275, 275, 700—800, 900; V. Высотный убиквист; особенно обилен в приозерных редкостойных лиственничниках (soc.). В горнотундровом поясе обычна var. *alpinum* E. Busch.

211. *V. vitis-idaea* L. 275, 275—500, 700, 900; V. Как и *V. uliginosum*, убиквист, но распространен еще шире; обильное плодоношение только на пригорках в нижних поясах. В горнотундровом поясе сменяется var. *pumilum* Hornem.

212. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. 275, 300, 300; I. Сфагновые болота и редколесья на торфяных почвах в поясе приозерной тайги.

213. *Trientalis europaea* L. 275—500; II. Горнотаежное растение (лиственничные леса с елью и пр.).

214. *Gentiana algida* Pall. 275, 800; IX. Редкое. Мохово-лишайниковые тундры, иногда песчаные отмели по берегам оз. Някшингда.

215. *Menyanthes trifoliata* L. Зарастающие озера в лесном и подгольцовом поясах.

216. *Myosotis asiatica* (Vest.) Schischk. et Serg. 275, 700; IX. Травяные сообщества на щебне в горнотундровом поясе и песчаные обитания на берегах озер; отмечена также в зарослях ольховника по ручью в лесном поясе.

217. *Mertensia sibirica* (L.) G. Don (*M. jensisensis* M. Pop.). Лесной пояс, задерненные площадки по каменистому ложу ручья. Наши растения собраны в пределах ареала *M. jensisensis*, но не отличимы от типичной *M. sibirica*.

218. *Thymus altaicus* f. *hirsutus* Klok. et Schost. (опр. М. Н. Караваев). 275—280(400). Песчаные берега озер; также в лесном поясе на мелкоземистых и щебнистых сухих осыпях.

219. *Th. extremus* Klok. (опр. М. Н. Караваев). 700; X. Зарастающие базальтовые скалы в поясе ольховников.

220. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. 275, 800—900, >900; IX. Один из видов с характернейшей приозерно-горнотундровой дизъюнкцией в высотном распределении. Наиболее обычен в алекториевых и осоковых тундрах, ольховниках и т. п., встречается также по берегам озер и ручьев.

221. *Veronica longifolia* L. var. *borealis* Trautv. (*V. septentrionalis* Boriss.). 275—300; I. Речные и озерные берега, среди разнотравья; изредка у наледей.

222. *Castilleja hypoarctica* Rebr. 450—650. Каменистые лужайки и разнотравные кустарники по речкам (Сенган и др.); редко по лужайкам в подгольцовых ольховниках на склонах.

223. *Pedicularis adamsii* Hult. 700—800; X. Восточный вид, находящий свою западную границу в Путоране, где ведет себя как типичное горно-тундровое растение. Селится в пятнах в алекториевых, пушицево-осоковых и т. п. тундрах.

224. *P. amoena* Adams ex Stev. Редко: каменистая алекториевая тундра на В склоне, выс. 901, 820 м.

225. *P. labradorica* Wirsing. 275, 700, 700; III. Весьма обычен в лесном поясе (особенно в сырбватых лиственничниках и по закустаренным болотам).

226. *P. lapponica* L. 275, 275, 700, 900; V. Высотный убиквист, обычный в самых разнообразных сообществах.

227. *P. oederi* Vahl. 700, 900, 900; X. Типичен для пятнистых горных тундр и подгольцовых кустарников под снежниками и у ручьев; отмечен также в приозерном мохово-голубичном лиственничнике.

228. *P. sudetica* var. *lanata* Walp. 750, 800—950, 1000; X. Характерное растение горнотундрового пояса (сырые осоковые тундры, тундровые болота, сообщества по берегам водоемов).

229. *P. uncinata* Steph. (*P. incarnata* L.). В поясе максимального снегонакопления среди мезофитного лесного разнотравья, а также на берегах ручьев; обычна var. *alpina* Kryl.

230. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schl.) B. Fedtsch. 300, 400, 700; III. Лесной пояс, в лиственничниках на корнях ольхи, местами массово.

231. *Pinguicula alpina* L. Подгольцовый пояс, на моховых кочках в ольховнике.

232. *P. villosa* L. 300, 750. Торфяники в поясе приозерной тайги, а также мохово-осоковые заболоченные тундры, редко.

233. *Galium boreale* L. 275, 400—500, 700; III. Изредка, по песчаным пляжам на берегах оз. Някшингда и по всему лесному поясу в лиственничниках, главным образом близ ручьев.

234. *G. uliginosum* L. 275—300; I. Изредка: песчаные пляжи по берегу оз. Някшингда, русла ручьев, приозерные лиственничники.

235. *Linnaea borealis* L. 300, 400, 600, 600; III. Лесной пояс (преимущественно горная моховая лиственничная тайга с елью).

236. *Lonicera coerulea* var. *hirsuta* Rgl. (*L. pallasii* Ledeb.). 275; I. Редкое: только берега оз. Някшингда (травяно-кустарниковые леса в дельтах рек и т. п.).

237. *Valeriana capitata* Pall. ex Link. 275, 275, 600, >900; V. Характерно, что в Путоране *V. capitata* становится высотным убиквистом, хотя и с отчетливыми максимумами на берегах озер и в поясе наибольшего снегонакопления; обычна также в лесных и кустарниковых сообществах с моховым покровом.

238. *Campanula rotundifolia* L. Лесной пояс, на мелкощебнистой осыпи, 500 м.

239. *C. rotundifolia* var. *arctica* Miyabe et Miyake (*C. langsдорffiana* Fisch. ex Tr. et Mey.). Песчаные и прочие озерные берега, 275 м.

240. *Solidago virga-aurea* L. s. l. (*S. gebleri* Juz.). 275, 600, 700; VI. Березняки и лиственничные леса с березой в поясе максимального снегонакопления; берега озер.

241. *Aster alpinus* L. s. l. От 500 м и выше лесной, подгольцовый, тундровый пояса, щебнистые осыпи и участки, щебнистые тундры. Путоранские формы не удастся определить до drobных видов, принятых во «Флоре СССР».

242. *Erigeron elongatus* Ledeb. Сухие луговины у метеостанции Агата. 278 м.

243. *E. ericalyx* (Ldb.) Vierh. 275, 600, 700; IX. Нижняя часть тундрового пояса, подгольцовые кустарники и сырые лужайки по берегам озер; в лесном поясе — на лужайках по берегам рек.

244. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. Приозерья (песчаные валы), лесной (сухие березовые криволеся) и подгольцовый (участки щебнистой лишайниковой тундры) пояса.

245. *A. villifera* Boriss. Тундровый и подгольцовый пояса (влажные щебнистые площадки в разреженных ольховниках, лужайки в верховьях ручьев и т. п.).

246. *Achillea impatiens* L. (*Ptarmica impatiens* DC.). 275, 500—600; VI. Древесные сообщества в поясе наибольшего снегонакопления и берега озер и рек.

247. *Tanacetum boreale* Fisch. ex DC. 275; I. Песчаные пляжи и прочие обитания озерных берегов; каменистые речные берега.

248. *Artemisia tilesii* Ledeb. 275; I. Песчаные пляжи и приозерные валы.

249. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. 275, 275, 800; IV. Изредка в мочажинах и на сырых участках почти по всему профилю от приозерий до заболоченных тундр.

250. *N. gmelinii* Turcz. ex DC. 275, 300, 900; IX. Типично горно-тундровый вид, селящийся в мочажинах и на пятнах мелкозема. Отмечался также в лиственничных рединах и на берегах озер.

251. *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin. На щебнистых обитаниях в горно-тундровом поясе и по песчаным берегам озер (у метеостанции Агата и пр.), а также изредка на сухих задерненных уступах скал и щебнистых осыпях в лесном поясе.

252. *Senecio campester* (Retz.) DC. 600, 650, 750; VII. Верхняя часть лесного пояса (травяные редкостойные лиственничники и т. п.); в подгольцовых ольховниках и нижней части тундрового пояса сменяется формой, приближающейся к *S. tundricola* Tolm.

253. *Cirsium helenioides* (L.) Hill. 600; VII. Один из типичных представителей субальпийского разнотравья в поясе максимального снегонакопления и на лужайках по берегам ручьев.

254. *Saussurea parviflora* (Poir.) DC. var. *contracta* Ledeb. 275, 600, 900; VI. Тяготеет к верхнему пределу древесной растительности (березняки, криволеся, лиственничники, полупарки и пр.), но обычна также по берегам озер и в горных тундрах.

255. *S. tilesii* Ledeb. 750, 1000, >1050; XI. Типична для высокогорий. Сухие каменистые тундры, не часто (вершина высоты 781 над ЮВ берегом оз. Някшингда и др.).

256. *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. s. l. 275—1000. Изредка. Берега Някшингды и других озер, приречные и приручейные местообитания, редко горные тундры (особая форма).

257. *T. tundricola* Hand.-Mazz. Редко. Тундровый пояс. Лужайки в верховьях ручьев, сыроватые тундры и т. п.

258. *T. macilentum* Dahlst. Влажные щебнистые осыпи в лесном поясе, редко.

Таким образом, флора юга Путораны — переходная между флорами более западных горных областей (Приполярный Урал и т. п.) и областей, удаленных к востоку (Верхоянский хр. и др.). Здесь находят восточную границу *Larix sibirica* и некоторые другие виды. Но гораздо более обильны и характерны восточные виды, находящиеся в Путоране западный предел: *Larix dahurica*, *Deschampsia sukatschewii*, *Trisetum subalpestre*, *Agropyron confusum*, *Salix boganiensis*, *S. saxatilis*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Ribes pauciflorum*, *R. triste*, *Rhododendron aureum*, *Pedicularis adamsii* и т. п.

Из эндемичных видов с относительно широким ареалом пока можно отметить немногие (*Salix saposhnikovii*, *Gastrolychnis angustiflora* и т. п.). Выявление эндемизма данной флоры требует более тщательного ее анализа. Но и сейчас можно сказать, что в этой флоре, являющейся одной из

типичных переходных флор, эндемизм выражен слабо и может ожидатьс­я прежде всего на уровне подвидов и т. п. дробных таксонов.

По общему своему составу и наиболее характерным видам флора юга Путораны примыкает к флорам северо-востока Азии.

В заключение приносим признательность Н. В. Дылису, Н. Н. Цве­леву, Т. В. Егоровой, М. Н. Караваеву, Л. И. Малышеву, О. В. Ребристой, А. К. Скворцову, А. И. Толмачеву, Б. А. Юрцеву, принявшим участие в обработке материалов и оказавшим помощь консультациями.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1966). 1—5. — Геоботаническая карта СССР, м. 1:4 000 000. (1954). Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Ми­роненко О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй. Бот. журн., 53, 8. — Москаленко Н. Г. (1965). Растительный покров окрестностей Норильска. Бот. журн. 50, 6. — Москаленко Н. Г. (1967). Фенологические наблюдения в неко­торых тундровых фитоценозах окрестностей Норильска. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 72, 4. — Пармузин Ю. П. (1959). Горы Путорана. Вopr. физ. геогр. СССР. — Серебряков И. Г. (1960). Матерялы к флоре долины реки Пясины. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст., 57. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. — Тихоми­ров Б. А. (1966). Флора района раскопок таймырского мамонта. В сб.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора цен­тральной части Восточного Таймыра. 1—3. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 8, 13, 25. — Schmidt F. (1872). *Florula jensenseensis arctica*. В кн.: *Wissenschaftliche Re­ sultate der zur Aufsuchung eines angekündigten Mammutcadavers, Memoir. de L'Acad­ emie imp. sci. de St-Petersb., VII ser., XVIII, 1.*

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений,

Московская область, и
Институт физиологии и
биохимии растений
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
Иркутск.

(Получено 7 V 1970).

SUMMARY

The area studied was the basin of the Niakshingda Lake in the southern part of the Putoran Mts. (to the east of Yenisey in its lower course). Hitherto the flora of these mountains was almost unknown. The altitudinal distribution, the distribution among phytogeographical belts, the ecology and the confinement to different coenoses of 258 speices of vascular plants are characterized concisely. *Larix sibirica* Ledeb. and other species with a similar distribution have here the eastern limit of their areas, but there prevail in this area oriental species having here the western limits of their distribution, such has *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv., *Trisetum subalpestre* (Hartm.) Neum., *Agropyron confusum* Rosh., *Salix boganidensis* Trautv., *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *Ribes pauciflorum* C. A. M., *Rhododendron aureum* Georgi, *Pedicularis adamsii* Hult. etc. Roth in its general composition and in its most characteristic species the flora of the explored area adheres to those of North-Eastern Asia.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018).001.5 : 561

Н. Я. Кац и С. В. Кац

О ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ МЕТОДАХ И ИХ КОРРЕЛЯЦИИ

N. Ja. KATZ AND S. V. KATZ. ON PALAEOBOTANICAL METHODS AND THEIR
CORRELATIONS

Интенсивное развитие за последние десятилетия различных палеоботанических методов настоятельно требует их согласования и увязки получаемых данных. Однако даже в узком кругу палеоботаников лишь теперь начинают сознавать важность этих вопросов. Цель этой статьи — ознакомить широкие круги ботаников с положением дел в этой области.

Некоторые вехи истории палинологии

Основоположники пыльцевого анализа работали с органогенными отложениями. Первые количественные подсчеты пыльцы произвели в 90-х годах прошлого века К. Вебер и И. Фрю, а систематически стал применять этот метод швед Лагергейм (N. Lagerheim). Первый анализ он опубликовал в 1905 г. (Gams, 1926—1927). В СССР первые подсчеты пыльцы опубликовал в 1920 г. В. С. Доктуровский (Нейштадт, 1952). Этот первый период анализа органогенных осадков мы называем эупалинологическим. В СССР с 1931 г. (дата выхода работы К. К. Маркова) спорово-пыльцевой метод начинают применять для нужд геологии при геологоразведочных работах. Этот, по М. И. Нейштадту, «геологический» этап развития палинологии мы назовем, в отличие от первого, «неопалинологическим». В отличие от первого периода объектом анализа все более становятся не органогенные, а минеральные осадки. Предлагается и быстро входит в обиход новый «сепарационный» метод обработки осадочных пород путем центрифугирования в тяжелой жидкости с целью выделения пыльцы (В. П. Гричук, 1937) и новый метод подсчета микрофоссилий в осадках, с включением в сумму, кроме пыльцы деревянистых растений и трав, также и спор (В. П. Гричук, 1942). С анализом минеральных отложений расширяется сфера применения спорово-пыльцевого метода, но одновременно создаются трудности как при реконструкции растительности прошлого, так и при увязке и периодизации спорово-пыльцевых диаграмм, о чем будет сказано ниже. Следует еще указать, что спорово-пыльцевой анализ переходит из рук ботаников к иным специалистам. Армия палинологов СССР (свыше 1000 человек еще в 1961 г.), работающая главным образом в лабораториях геологических управлений, геологоразведочных институтов и в комплексных экспедициях, вербуются в основном не из ботаников, а из географов и лиц другого профиля.

О влиянии на спорово-пыльцевой спектр зонального фактора и фациального состава вмещающей пыльцу породы

Мы начнем обзор со времени отложения олиготрофного сфагнового торфа.

В лесной зоне европейской части СССР и Западной Сибири в это время, т. е. с атлантического, а иногда и с бореального времени, условия

переноса и отложения микрофоссилий были такие. Принос пыльцы, как древесной, так и недревесной, водою из окрестностей торфяника в его центральную выпуклую часть крайне ограничен — почти вся пыльца, приносимая водою, отфильтровывается в периферической пониженной части болота. Поэтому, понятно, что пыльца низких, не растущих на торфянике растений редко встречается в торфе. Это в первую очередь показательно в отношении таких растений незадернованной минеральной почвы, как полыни и маревые, дающие обильную пыльцу, встречающуюся в осадках при других условиях в высоком проценте. Это относится и к злакам, пыльцы которых тоже мало в олиготрофных торфах лесной зоны. Ветровой принос пыльцы указанных растений в олиготрофную толщу торфа был с атлантического времени ограничен, так как почти сплошной лесной покров создавал условия затопия в приземном слое, где располагаются эти растения. На юге лесной зоны Западной Сибири саликоидная пыльца рямов (это в основном полыни¹) в верхней сфагновой толще образует часто непрерывную кривую, в количестве, не превышающую, однако, 10% от древесной пыльцы (Кац и Кац, 1949).

На северной границе лесов (низовье р. Полуя — Кац и Кац, 1958) содержание саликоидной пыльцы не превышает 10—20%, а в подзоне редкостойных лесов и в лесотундре процент полыней и маревых, вместе взятых, достигает 20—60% (Левковская, 1965). Здесь, на севере Западной Сибири, речь идет об евтрофных торфяниках и сапропелях. Низкое по рельефу положение этих отложений в поймах рек и на надпойменных террасах и разреженность лесов способствуют переносу этой пыльцы с суходолов, причем действует не только ветровой, но и водный перенос. Так, на диаграмме Г. М. Левковской кривые пыльцы полыней и маревых параллельны кривым пыльцы водных растений. Пыльца же последних могла быть принесена только водою, значит и пыльца полыней и маревых принесена тоже водою. На севере лесной зоны, как и в лесной зоне вообще, можно считать пыльцу полыней и маревых показателем не регионального, а локального значения. Носители этой пыльцы образуют в основном пионерные сообщества в приречной полосе (на аллювиях), водоразделы же заняты островными лесами и зарослями карликовой березки.

О ландшафте и условиях седиментации пыльцы времени нижней ели

Иное значение имеет пыльца полыней и маревых и вообще пыльца растений открытых местообитаний в донном слое древних торфяников и в подстилающих их отложениях. Эти слои относятся ко времени нижнего максимума ели (период аллеред, являющийся частью древнего голоцена). О ландшафте этого времени нет единого представления. Одни (Нейштадт, 1957) считают, что на равнине Восточной Европы на месте нынешней хвойной зоны в ее северной половине была «темнохвойная еловая тайга», другие говорят об островных еловых лесах (Герасимов, 1936; Кац, 1955а; Пьявченко, 1957). В доказательство того, что здесь не было сплошного облесения, приводятся (Кац, 1955а): 1) высокий процент недревесной пыльцы по отношению к древесной и 2) малая плотность древесной пыльцы на 1 кв. см препарата (это отмечали и другие исследователи). Для датированного интервала ($10\,260 \pm 330$ — $10\,535 \pm 330$ лет назад) древнего голоцена в сапропелевых отложениях оз. Сомина (Хотинский и др., 1966; рис. 2) отмечается подчиненное участие древесной растительности (береза, возможно сосна и ель), широкое распространение травяных сообществ и, среди последних, наличие также и степных растений. Подобные же взгляды высказывает и В. Н. Сукачев (1968). Он детально разбирает вопрос о растительности времени нижней ели и считает, что в это время существовали тундровые сообщества и островные

¹ Вначале не различали пыльцу ив и полыней; пыльца полыней вообще гораздо более обильна в торфах.

леса, а в сложении травяных сообществ участвовали лишь отдельные представители степных, солончаковых и полупустынных сообществ.

Следует еще указать, что приводимые у палинологов экологические характеристики видов растений часто оставляют желать много лучшего. Так, *Eurotia ceratoides* в своих различных расах может быть причислена то к степным, то к горнопустынным, то к альпийским растениям; *Kochia prostrata* обычна, кроме других местообитаний, и на песках, а небольшое деревцо облепиху *Hippophaë rhamnoides*, растение, явно тяготеющее к югу, не следует называть перигляциальным элементом, как это делают Н. С. Чеботарева и др. (1965) (на подобные же неточности в характеристике растений указывает Н. Я. Кац в работе 1969 г.). Обычно при характеристике экологии растений упускают из виду, что на незадернованных местообитаниях, а таких было достаточно в фазу нижней ели, ослабление конкуренции у растений было важным, иногда решающим фактором. К таким слабым конкурентам относится большинство сорных и полусорных маревых и полыней, пыльца которых столь обильна во время нижней ели, и немногие степняки, произраставшие, однако, не на степных участках, а в совсем иной обстановке. Кроме ослабленной конкуренции, степнякам благоприятствовали слабо выщелоченные, богатые известью почвы (Сукачев, 1968). Незадернованные участки в эту фазу, в отличие от более поздних фаз, представляли не локальное, как в лесную фазу, а региональное явление. В общем мозаичный в это время растительный покров формировали: 1) островные лески главным образом из *Picea obovata* и 2) травяные сообщества с большим участием тривиальных полыней и маревых, с отдельными степными видами (вероятно, на южных склонах) и солончаковыми элементами.

Фазу нижней ели сопоставляют с более теплой частью древнего голоцена (аллеред). Представители арктической флоры в Толполовском болоте под Ленинградом (*Salix reticulata*, *Dryas octopetala* и др.), а также некоторые мхи, найденные вместе с остатками *Betula nana* (Ануфриев, 1925; Anufriev, 1930), возможно, насколько позволяет судить приведенная здесь диаграмма, относятся к более раннему периоду древнего голоцена, чем время нижней ели, а именно к более холодному времени *Dryas*. Впрочем, нижний еловый максимум на диаграмме выражен слабо.

Карпологиические находки и другие макроостатки тундровых растений в древнем голоцене вносят важное дополнение в картину этого времени, установленную по пыльце, наполняют эту картину полноценным конкретным содержанием.

Условия переноса и отложения микрофоссилий в фазе нижней ели существенно отличались от тех, которые существовали в лесной зоне в период отложения олиготрофного торфа. Для фазы нижней ели характерны низкое (по рельефу) положение первичных очагов заболачивания, где отлагались донные слои древних сапропелей и торфов, и наличие обширных безлесных пространств среди островных лесов. Оба момента создавали благоприятные условия для воздушного и водного переноса пыльцы с окружающих болота площадей. В частности, водный транспорт был особенно эффективным в условиях слабо задернованных пространств, занятых полусорными сообществами полыней и маревых. Отсюда понятно, что процент пыльцы полыней и маревых, как и, вообще процент недревесной пыльцы по отношению к древесной, был высоким в фазу нижней ели (Кац, 1955а; табл. 5). Следует также учесть большое количество пыльцы, продуцируемой названными анемофильными растениями (а также злаками), и обширность занятых ими площадей. Заслуживает внимания наличие в древнем голоцене меридиональной зональности на Восточно-Европейской равнине. Так, фаза нижней ели (аллеред) выражена еще на востоке Эстонии в Кунда (Thomson, 1935; Орвику, 1956), но, по-видимому, отсутствует на западе страны (Thomson, 1929). Весьма вероятно, что продвижению ели на запад

в Эстонии в древнем голоцене препятствовало существовавшее здесь в это время Балтийское ледниковое озеро (Орвику, 1957 — карта на рис. 1). По-видимому, в Прибалтике история растительности и климата в позднеледниковое время была отлична от более восточных районов, где обстановка, видимо, была проще, хотя некоторые исследователи (например, Девятова, 1969) и пытаются проводить для восточных районов то же разделение позднеледникового времени, как и в западной Прибалтике. Остановка отступающего ледника в Финляндии на линии конечных морен Сальпаусселька, 10870—10000 лет назад,¹ приходится на холодное тундровое время («верхняя фаза *Dryas*»), отделенное потеплением (аллеред) от «нижней фазы *Dryas*». Эту фазу иногда относят к плейстоцену.

Кроме меридиональной зональности в пространстве в древнем голоцене, конечно, имела место и «зональность во времени». По мере смыкания лесных островов в сплошной лесной покров выпадали как тундровые растения, так и сообщества незадернованных мест.

Изучение пылицы в минеральных осадках, как указано выше, приобрело за последнее время широкий размах. Поэтому на условиях отложения пылицы в аллохтонных породах — песках, глинах и других осадках, следует остановиться более подробно. В этих осадках особое значение приобретает перенос пылицы на большое расстояние не только ветром, но и водой, причем эта пыльца может быть как одновозрастной, так и разновозрастной, при этом еще асинхронной к осадку. Трудности, возникающие при анализе минеральных осадков, заключаются в следующем. Если мы в ряде случаев отличаем в четвертичных отложениях четвертичную пыльцу от переотложений третичной, то различать четвертичную пыльцу разного возраста мы не умеем. Следовательно, и корреляция пыльцевых диаграмм, и реконструкция растительности по пыльце становятся ненадежным делом. Так, до сих пор не решен окончательно вопрос, является ли пыльца широколиственных пород в минеральных осадках четвертичного возраста в Западной Сибири автохтонной или переотложенной (Кац, 1969). Как известно, эти осадки подверглись здесь интенсивному размыву и переотложению. Приведем примеры искажения пыльцевых спектров в аллохтонных осадках занесенной издалека и переотложенной пылицы. Наилот и вода Волги в ее нижнем течении в зоне полупустыни содержали соответственно 5 и 9% пылицы деревьев, в том числе ели и пихты, кроме того, споры сфагнов и лесных плаунов (Федорова, 1952). Это значит, что дальность переноса водой пылицы ели и спор сфагнов достигает сотен километров. Другой пример: спорово-пыльцевой спектр атлантического возраста в глинистых отложениях среднего течения Онеги (хвойная зона) (Девятова, 1969) явно искажен и дает превратное представление о зональном лесном типе растительности того времени. Так, проценты пылицы деревьев и травяно-кустарниковых видов в диаграмме почти равны, процент полыней высокий, а процент спор далеко превышает проценты деревьев, а также кустарников и трав. Третий пример: минеральные отложения возраста Q_2 у Кривошеина на Оби переполнены экзотической пылью, в некоторых горизонтах ее содержание доходит до 60% (М. П. Гричук, 1966). Как же возможно при таком содержании явно переотложенной пылицы разделить четвертичную пыльцу по горизонтам разного возраста и построить пыльцевую диаграмму? (см. также критику построения диаграмм по методу М. П. Гричук у О. В. Матвеевой [1965] и В. Д. Нащокина [1963]).

В отношении анализа пылицы в минеральных отложениях надо еще указать на следующее. Неопалинологи обычно при подготовке породы к анализу удаляют карпоиды и другие макроостатки (эпидермисы и другие ткани, листья и т. д.) без определения. А эти компоненты как раз менее транспортабельны и водой, и по воздуху, чем пыльца и споры.

¹ Время Балтийского Ледникового озера и конца Иольдиевого моря по Доннеру (Donner, 1969).

Таким образом, выпадают важные дополнительные критерии, характеризующие растительность прошлого.

Следующее замечание касается разделения микрофоссилий на три равнозначные группы: пыльцу деревьев, трав и кустарничков и спор (В. П. Гричук, 1942). Этот способ, широко применяемый в СССР, не дает, однако, ясного представления о составе растительности. Если количественное соотношение между древесной и травяной пылью и показывает в общем соотношение лесных и открытых сообществ в пространстве, то ландшафтное значение споровых растений в целом неопределенное. Носителями спор являются, с одной стороны, лесные мхи и папоротники, с другой — болотные мхи — сфагны и другие и, наконец, мхи слабо задернованных местообитаний (гари, пни, стволы деревьев, стоящих и упавших). Последняя группа мхов, кстати сказать, продуцирует огромное количество спор. Таким образом, разделение носителей пыли на три группы мало что дает для целей реконструкции растительности. Скорее наоборот: введение третьего компонента (споровые растения) лишь затемняет картину, полученную сопоставлением двух других групп растений.

Добавлю, что лица, работающие с минеральными отложениями, очень часто не ботаники, а географы и другие специалисты, нередко дают ошибочные оценки растений как индикаторов климата и других экологических условий.

Из сказанного вытекает, что при анализе четвертичных минеральных осадков более надежная реконструкция растительности и климата, а равно и выделение уровней со сходным составом пыли возможны лишь с учетом следующих моментов.

1. Осадки, содержащие много переотложенной третичной пыли и спор, как аллювиальные и эоловые осадки, имеют в основном лишь стратиграфическое значение, но строить на основании их анализов пыльцевые диаграммы и реконструировать растительность вряд ли целесообразно. Микрофоссилии в таких отложениях разновозрастные, или если однообразные, то принесенные из разных зон и подзон, как в аллювиях рек, текущих в меридиональном направлении, и из разных сообществ (луга, леса, болота). Такие спектры из разных подзон называют иногда «осередненными», но правильнее называть их «искаженными».

2. Пора, наконец, уделять полное внимание макрофоссилиям (карпоидам, шишкам, листьям, тканям, отпечаткам органов) вместо того, чтобы удалять их без определения, как это обычно делается при анализе минеральных отложений. Кстати за рубежом макроостатки определяют. К сказанному выше о значении макрофоссилий следует добавить, что среди них имеются некоторые руководящие для отделов четвертичного периода виды, например шишки *Picea obovata* для фазы нижней ели, *Najas* — в климатическом оптимуме голоцена, плоды водяного ореха и другие.

3. Следует всюду отыскивать и параллельно с минеральными грунтами анализировать и автохтонные органогенные отложения (торфа, сапропели) как на пыльцу, так и на макроостатки. Как пыльца, так и особенно макрофоссилии в торфяниках менее подвержены дальнему переносу и переотложению, чем в минеральных осадках, а обилие органических остатков, отложившихся на месте, дает важный дополнительный материал для реконструкции растительности и климата, увеличивая количество видов в списке вдвое и более.

Уровни пыльцевых диаграмм со сходным составом пыли и абсолютные датировки

Еще недавно корреляция голоценовых пыльцевых диаграмм производилась только путем сопоставления уровней со сходным составом пыли. В Прибалтике при определении возраста отложений применялись датировки стадий развития Балтики и подсчет годичных слоев

в ленточных глинах. С введением в науку радиоуглеродного метода оказалось возможным определять возраст в верхнечетвертичное время с большой точностью. Пока по голоцену СССР число определений возраста по C_{14} невелико, и необходимая координация работы палинологов и химиков не достигнута — ряд определений падает не на характерные уровни диаграмм. Поэтому в настоящее время сопоставление уровней диаграмм со сходным составом пыльцы сохраняет свое значение и сохранит это значение и впредь, так как целесообразно привязывать определения возраста именно к подобным уровням, синхронность которых в ряде случаев можно считать доказанной. Еще до введения в практику радиоуглеродного метода было высказано мнение, что некоторые фазы развития лесов, установленные по пыльце, были одновременными в ряде районов (Герасимов, 1924, 1930; Rudolf, 1928; Gams и. Ruoff, 1929, и др.). В данном случае, как и во многих других, полезно не забывать историю развития науки и не торопиться «списывать за древностью» в архив данные 15—20-летней давности, и не только из уважения к тем, кто наметил первые пути, но еще и потому, что первые удачные шаги помогают и в дальнейшем следовать по правильному пути. К таким шагам и относятся первые указания на синхронность некоторых фаз развития лесов. К перечисленным выше работам добавим еще три примера разрыва между современными данными и опубликованными ранее и, очевидно, забытыми позднейшими авторами.

1. В специальной статье (Кац, 1955а; табл. 2) положение о синхронности отдельных фаз было обосновано следующим образом. В восточной Прибалтике, в полосе от 58 до 62° с. ш., уровень пылевых диаграмм с максимумом широколиственных пород лежит в сфагновом торфе на глубине от 3.88 до 3.56 м от поверхности (средние цифры по 4 районам, из 9—16 разрезов по району), т. е. практически на одной глубине. Все эти районы относятся к зоне оптимального торфонакопления, и мы можем с уверенностью говорить о синхронности этого уровня на всем указанном пространстве. Южнее, в центральном районе европейской части СССР — от Калининской до Рязанской и Калужской областей, — т. е. главным образом в зоне неустойчивого увлажнения, где нарастание торфа, в частности сфагнового, идет медленнее, уровень с максимумом широколиственного леса лежит ближе к поверхности, в среднем на глубине 2.75 м, почти так же, как и в северо-западной Украине (2.57 м). Нет никаких оснований думать, что более близкое положение этого уровня к поверхности на юге есть следствие запаздывания здесь максимума широколиственного леса по сравнению с севером. Ясно, что более высокое положение этого уровня на юге есть следствие более медленного нарастания здесь сфагнового торфа, на что указывает и повышенная степень его разложения, и увеличение содержания в торфе пушицы, более стойкой к разложению, чем сфагнум. Скорее всего, что и на юге максимум широколиственной пыльцы был синхронен максимуму на севере. Вывод о синхронности этого уровня в районах, отстоящих друг от друга на расстоянии свыше 1000 км, сделанный автором этой статьи (Кац, 1955а), нашел свое подтверждение, правда для немногих пунктов, почти 25 лет спустя, когда был применен радиоуглеродный метод (Хотинский, 1969). А именно для Берендеева болота (район Переяславля Залесского) и болота Аятского (Свердловская область) этот уровень оказывается абсолютно синхронным — его возраст соответственно $4730 \pm \pm 190$ лет и 4720 ± 200 лет назад.

2. Сопоставим данные, полученные методом C_{14} и путем интерполяции для других точек. Под Игаркой в торфяном бугре на глубине 50—60 см от поверхности лежит верхний максимум еловой пыльцы (Кац Н. и С. Кац, 1946, рис. 4). Путем интерполяции авторы приняли, что толща торфа выше этого уровня одновозрастна с торфяной толщей финской Лапландии, отложившейся в течение субатлантического времени. Определим возраст уровня 210 см ниже поверхности, где в Игарке лежит минимум пыльцы ели и отчетливый максимум ольхи (этот уровень ле-

жит непосредственно под нижним максимумом ели). Он равен $\frac{210.2500}{55}$ лет, т. е. около 9500 лет назад. Для лежащего немного глубже дна торфяника в цитированной работе путем интерполяции рассчитан возраст несколько менее 10 000 лет. На диаграмме из Игарки же Г. М. Левковской (Кинд, 1969, рис. 2) тот же уровень с минимумом пыльцы ели и максимумом ольхи на глубине 128 см датирован радиоуглеродным методом почти той же цифрой 9200 ± 40 лет назад. Вряд ли близость двух дат — 9500 и 9200 лет. — полученных разными методами — случайность.

Другие маркирующие уровни пыльцы широколиственных пород в пыльцевых диаграммах оказываются явно асинхронными. Так, время появления дуба, липы, ильмовых в послеледниковое время, отмечаемое на пыльцевых диаграммах «эмпирической границей пыльцы» (это уровень, выше которого кривая пыльцы данной породы делается непрерывной), было различным в разных районах для каждой из названных пород (Кац, 1955б). Это положение, обоснованное в указанной работе, позднее было подтверждено радиоуглеродным методом (Хотинский, 1969).

Выводы

1. В настоящее время координация палеоботанических методов не осуществляется в полной мере или полностью отсутствует.

2. Для успеха дела необходима более тесная увязка работ палинологов и палеонтологов, изучающих отпечатки растений, а также геоботаников-болотоведов, анализирующих ботанический состав торфа.

3. Необходимо всюду, где это возможно, корректировать и дополнять данные пыльцевого анализа минералогенных осадков данными всестороннего анализа органогенных отложений. А геологам-полевикам следует, по возможности, собирать и органогенные отложения в шурфах или в обнажениях параллельно с образцами из минеральных пород.

4. Рекомендуются палинологическим лабораториям выделить одного из сотрудников для анализа органических макроостатков, сбора коллекций карпоидов, изготовления микропрепаратов тканей, кор, корешков и т. д. и подбора соответствующей литературы.

ЛИТЕРАТУРА

- А ну ф р и е в Г. И. (1925). Очерк строения и история развития Толполовского болота. Изв. Сапропелевого комитета, II. — Герасимов Д. А. (1924). Научные и практические выводы при геоботаническом исследовании торфяных болот. Торф. дело, 12. — Герасимов Д. А. (1930). К вопросу о возрасте русских болот. Изв. Главн. бот. сада, 29, 3—4. — Герасимов Д. А. (1936). К вопросу об изменении ландшафта в послеледниковую эпоху. Почвоведение, 2. — Гричук В. П. (1937). Новый метод обработки осадочных пород для целей пыльцевого анализа. Тр. сов. секц. международн. ассоц. по изуч. четвертичн. периода, 3. — Гричук В. П. (1942). Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях растительных зон европейской части СССР. Пробл. физич. географии, 11. — Гричук М. П. (1966). Вопросы изучения истории растительного покрова в Сибири в четвертичное время. В сб.: Четвертичный период Сибири. — Девятова Э. И. (1969). Развитие позднего и послеледниковой растительности Иксинской депрессии и некоторые вопросы палеогеографии голоцена Архангельской области. В сб.: Голоцен. К VIII конгр. Inqua (Париж). — Кац Н. Я. (1955а). О лесных ландшафтах позднего и послеледникового времени. Сб. статей по географии и биологии памяти акад. Л. С. Берга. — Кац Н. Я. (1955б). О центрах консервации, времени и условиях расселения широколиственных пород в европейской части СССР в валдайскую и послевалдайскую эпохи. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 12. — Кац Н. Я. (1969). О климате четвертичного периода в Западной Сибири в свете различных методов исследования. Пробл. ботаники, 11. — Кац Н. Я. и С. В. Кац. (1946). История растительности болот севера Сибири как показатель изменений послеледникового ландшафта. Тр. Инст. географии АН СССР, 37. — Кац Н. Я. и С. В. Кац. (1949). О позднечетвертичной истории ландшафта южной части Западной Сибири. Почвоведение, 8. — Кац Н. Я. и С. В. Кац. (1958). К истории флоры и растительности севера Западной Сибири в послеледниковое и позднеледниковое время. Бот. журн., 43, 7. — Кинд Н. В. (1969). Поздне- и послеледниковые Сибири (новые материалы по абсолютной хронологии). В сб.: Голоцен. К VIII конгр. Inqua (Париж) 1969. — Левковская Г. М.

(1965). Стратиграфия голоценовых отложений севера Западной Сибири по данным спорово-пыльцевого анализа. В сб.: Проблемы палеогеографии. — Матвеева О. В. (1965). Основные спорные вопросы применения спорово-пыльцевого анализа для расчленения антропогенных отложений Западной Сибири. В сб.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. К VII конгр. Inqua (США). — Нащокин В. Д. (1963). История лесной растительности Красноярского края в антропогене. Сб. матер. по изуч. лесов Сибири и Дальнего Востока (Тр. конференции). Красноярск. — Нейштадт М. И. (1952). Спорово-пыльцевой метод в СССР. История и библиография. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография природных зон в голоцене. — Орвику К. К. (1956). Стратиграфическая схема антропогенных (четвертичных) отложений территории Эстонской ССР. Тр. Инст. геологии АН Эст. ССР, 1. — Орвику К. К. (1957). Основные черты геологического развития территории Эстонской ССР в антропогенном периоде. Инст. геологии и географии АН Лит. ССР. Научные сообщения, 4. — Пьявченко Н. И. (1957). «Нижняя» ель в торфяниках. Тр. Инст. леса, 36. — Сукачев В. Н. (1968). О растительности пригляциальных зон центральных частей русской равнины. В сб.: История растительного покрова центральных областей европейской части СССР в антропогене. — Федорова Р. В. (1952). Распространение пыльцы и спор текучими водами. Тр. Инст. географии АН СССР, 52. — Хотинский Н. А. (1969). Корреляция голоценовых отложений и абсолютная хронология схемы Блитта-Сернандера. В сб.: Голоцен. К VIII конгр. Inqua (Париж), 1969. — Хотинский Н. А., А. Л. Девирц, Н. Г. Маркова. (1966). Некоторые черты палеогеографии и абсолютной хронологии позднеледникового времени центральных районов русской равнины. В сб.: Верхний плейстоцен. — Чеботарева Н. С., В. П. Гричук, М. Е. Вигдорчик и др. (1965). Главные эпохи деградации и краевые зоны. В сб.: Последний европейский ледниковый покров. К VII конгр. Inqua. — Anufriev G. (1930). A short account of the stratigraphy and plant associations of sphagnum bogs in the environs of Leningrad. Second international Science congress. Acad. of sciences of the USSR, Leningrad. — Donner J. J. (1969). Land-sea level changes in southern Finland during the formation of the Salpausselka endmoraines. Bull. géol. Soc. Finland, 41. — Gams H. (1926—1927). Nils Gustav Lagerheim. Mikrokosmos, 20, 3. — Gams H. und S. Ruoff. (1929). Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubaches. Schrift. physik.-ökon. Gesellsch. zu Königsberg, 66, 1. — Rudolf K. (1928). Die bisherigen Ergebnisse der botanischen Mooruntersuchungen in Böhmen. Beihefte z. Botan. Centralbl., 45, II, 1. — Thomson P. W. (1929). Die regionale Entwicklungsgeschichte der Wälder Estlands. Acta et Comment. Univers. Tartuensis, A XVII, 2. — Thomson P. W. (1935). Vorläufige Mitteilung über die spätglaziale Waldgeschichte Estlands. Geologiska Föreningen i Stockholm Föreläsningar., Jan.-Febr.

Москва.

(Получено 23 III 1970).

УДК 681.1/4 : 543.05 : 581.526.32

А. Г. Шехов

ПРИБОР ДЛЯ ВЗЯТИЯ ПРОБ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

С 1 рисунком

A. G. S H E K H O V. AN INSTRUMENT FOR SAMPLING
THE AQUATIC VEGETATION

Описывается прибор, которым можно удобно и надежно определять продуктивность водных растительных группировок. Он состоит из цилиндра и ножа. Цилиндром точно вырезается рассчитанная площадь (0.1 кв. м). Нож служит для подрезания растительности, извлечения со дна водоема и для промывки пробы от грунта.

Изучение продуктивности водной растительности в различных условиях представляет большой интерес для решения теоретических проблем, связанных с первичной продукцией, динамикой органического вещества в водоемах, оно является одним из важнейших разделов гидробиотанических исследований (Катанская, 1959; Винберг, 1960; Распопов, 1965).

Данные по урожайности растительных сообществ необходимы и для практических целей: расчет откорма водоплавающей птицы, водных млекопитающих, использование растительности на хозяйственные нужды. Определение количества водной растительности имеет большое значение для рыбного хозяйства. От качества и количества растительной массы зависит интенсивность и эффективность нереста промысловых рыб, развитие фито- и зоопланктона, рыбопродуктивность водоема (Летичевский, 1947).

Но изучение производительности водных фитоценозов представляет большие трудности. Они заключаются в том, что на глубине свыше полуметра, а в холодное время и на меньших глубинах, очень трудно и даже невозможно отграничить определенную площадку и срезать с нее растения, т. е. определить урожайность растительных группировок.

До сих пор пробы водной погруженной растительности отбирают граблями (Лепилова, 1934; Катанская, 1956) или двусторонними граблями (Дулепова, 1962). Такой способ дает недостаточно точные, приблизительные результаты. Граблями невозможно собрать растения с площади определенного размера. Кроме того, при подъеме пробы почти всегда возможны потери.

Отбор проб растительности дночерпателем (Жадин, 1956) требует тяжелой трудоемкой работы, а при большой массе растений дночерпатель не в состоянии вырезать полностью растительность с опытной площадки.

В результате многолетней практики по определению производительности водных фитоценозов удалось сконструировать несложный прибор и определить его рациональные размеры (см. рисунок).

Прибор предназначается для отбора проб водной растительности: придонной, погруженной и плавающей, в чистых и смешанных группировках. Он испытывался при отборе укосов в односоставных и многосоставных зарослях рдестов (гребенчатый, курчавый, блестящий, нитевидный, речной), урути, роголистника, телореза, валлиснерии, нимфейника,

пузырчатки, водяного ореха, водяного лютика, харовых и нитчатых водорослей с присутствием плавающих на поверхности воды растений (ряски, водокрас, альдрованда, сальвиния). Труднее отбирать пробы в травостоях с большими широкими плавающими листьями, крепкими стеблями и черешками (кувшинка, кубышка, лотос). Прибор использовался на песчано-илистых грунтах: от вязких рыхлых илов до плотной глины, в которых зубья цилиндра могли вырезать растительность по окружности пробы.

Прибор состоит из цилиндра и ножа. Цилиндр изготавливается из металлического листа (оцинкованное железо, алюминий). Высота 100 см, диаметр 36 см. К верхней стороне приклепываются две ручки, а в нижнем конце цилиндра вырезаются зубья высотой 3—5 см и затачиваются. Нож имеет ось длиной 160 см, рукоятку, головку с мешком и пятку. Ось с рукояткой изготавливается из стального стержня диаметром 6—8 мм, к ней приваривается в нижней части головка.

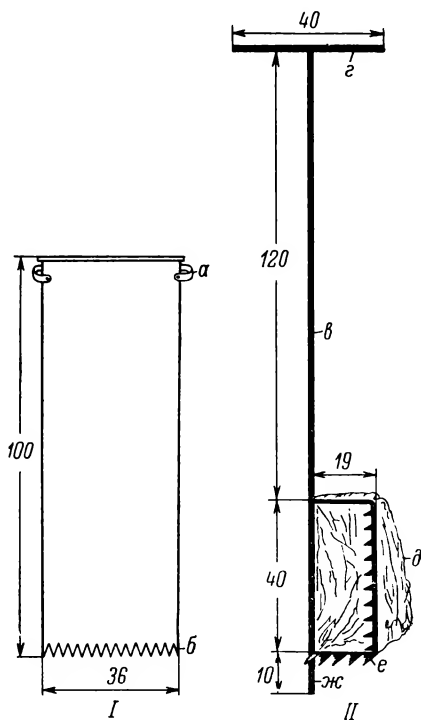
Нижняя горизонтальная пилчатая плоскость головки служит для подрезания растительности. Ее зубья заостряются и имеют мелкую насечку как у серпа. Внешняя вертикальная сторона головки имеет зубья для подбора и поддержания срезанной растительности. Ширина головки делается несколько больше радиуса цилиндра для того, чтобы головка при вращении около оси плотно прижималась к внутренней стенке цилиндра и полностью вырезала проба растительности. Ширина головки 19 см, высота 40 см. Пятка — нижняя часть оси высотой 10 см — погружается в грунт и служит точкой опоры, вокруг которой вращается ось с головкой и мешком. Мешок выкраивается из редкого мельничного (капронового) газа или мелкоячейной (хамсоросовой) дели. Он прикрепляется к оси и головке с противоположной стороны от режущей части и служит также для отмычки в нем растительности от грунта.

Цилиндр из оцинкованного железа толщиной 1—1.5 мм, диаметром 36 см, высотой 100 см весит 5800 г. Нож из стального стержня диаметром 7—8 мм, длиной 160 см с головкой и мешком весит 700 г. Общий вес прибора 6.5 кг.

При указанном диаметре цилиндра скашивается площадка, равная 0.1 кв. м. Это удобно для расчетов, и прибор получается компактным, не громоздким.

Цилиндром высотой 100 см отбирались пробы на глубине до 100—110 см. При работе на больших глубинах необходимо иметь цилиндр, высота которого превышала бы на 10—20 см глубину водоема.

Для отбора фитомассы с площади 1 кв. м необходимо взять 10 проб. В каждом конкретном случае количество проб исследователь определяет на месте. Чем больше варьирует масса в пробах, тем большее количество укосов необходимо брать. При небольших колебаниях можно ограничиться 3—5 пробами по 0.1 кв. м. В качестве примера приводятся дан-



Прибор для взятия проб водной растительности.

I — цилиндр: *a* — ручки, *б* — режущая часть; *II* — нож: *в* — ось, *г* — рукоятка, *д* — мешок, *е* — режущая часть ножа, *ж* — пятка. Размеры указаны в сантиметрах.

**Величина проб растительных группировок,
отобранных различными способами (г/0.1 кв. м)**

Показатели математической обработки	Валлиснерия		Уруть		Рдест	
	прибор	контроль	прибор	контроль	прибор	контроль
	255	245	280	295	360	340
	240	240	250	280	355	345
	260	250	260	300	350	320
	245	260	285	305	355	315
	250	255	310	315	340	285
	235	265	305	295	345	290
	230	260	280	285	325	300
	265	255	265	295	360	305
	250	265	300	290	270	310
	260	240	275	280	350	330
Средняя арифметическая (M)	249	254	281	294	340	314
Среднее квадратическое ук- лонение (σ)	11.51	9.46	19.69	11.01	27.06	20.21
Средняя ошибка (m)	3.32	2.99	6.23	3.51	8.63	6.39
Точность опыта ($m\%$) . . .	1.33	1.18	2.22	1.19	7.96	6.44

ные о пробах, собранных в Кубанских лиманах двумя методами (см. таблицу).

Сравнивая пробы, взятые из различных группировок ручным способом (в данном случае он более точный и является контролем) и с помощью прибора, видно, что их различия невелики. Близость данных, полученных при контрольном ручном способе отбора проб и полученных при помощи прибора, подтверждают и показатели математической обработки (по Доспехову, 1965), приведенные в таблице. Разница между средними арифметическими (M) в группировках *Vallisneria spiralis* составляла около 2%, *Myriophyllum spicatum* — 4.4% и несколько больше — в группировке *Potamogeton pectinatus*. Сравнительно небольшие расхождения имеются и в двух других математических показателях.

Величина точности опыта ($m\%$) при различном способе отбора проб во всех травостоях также достаточно близкая. В равномерных травостоях валлиснерии и урути она не превышает 2.22%, а в неоднородном травостое рдеста показатель точности опыта возрастает, т. е. точность опыта уменьшается. Но это зависит не от точности отбора, а от неравномерного распределения растительности на ложе водоема. В последнем случае необходимо отбирать большее количество проб.

Работа с прибором

Цилиндр с борта лодки вертикально погружается в воду и вращением за ручки на полоборота вправо—влево производится вырезание растительности на всю глубину толщ воды. Затем в цилиндр опускается нож и пятка вдавливаются в грунт и вращением ножа за его рукоятку двумя-тремя оборотами подрезывается растительность, при этом внешняя сторона головки прижимается к внутренней стенке цилиндра. Срезанные растения через открытую переднюю часть мешка попадают во внутрь его и накапливаются там. После этого нож вынимается из цилиндра, растительность выбирается из мешка и складывается в ведро. Затем эта операция повторяется еще 1—2 раза, т. е. производится подчистка оставшейся в цилиндре на площадке растительной массы. Вся дополнительно выбранная растительная масса данной пробы и сложенная ранее в ведро помещается в мешок ножа; нож кладется в горизонтальном положении на борт лодки открытой частью вверх, а растительная масса, находящаяся в мешке, опускается в воду и промывается от грунта, затем свертывается и перевязывается ниткой, чтобы не распадалась.

В отобранную и сложенную пробу растительности помещается этикетка с указанием места и времени сбора, глубины взятия пробы и характера грунта. Пробы складываются в полиэтиленовый мешок. Отбор одной пробы занимает 10—20 минут.

ЛИТЕРАТУРА

Винберг Г. Г. (1960). Первичная продукция водоемов. — Доспехов Б. А. (1965). Методика полевого опыта. — Дулепова Б. И. (1962). Биомасса водной растительности в водоемах Южного Предбайкалья. Изв. Иркутск. с.-х. инст., 19. — Жадин В. И. (1956). Донная фауна и экология донных беспозвоночных. Жизнь пресных вод СССР, IV, 1. — Катанская В. М. (1956). Методика исследования высшей водной растительности. Жизнь пресных вод СССР, IV, 1. — Катанская В. М. (1959). Водная растительность дельты Аму-Дарьи. Тр. Лабор. озероведения АН СССР, VIII. — Лепилова Г. К. (1934). Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности, ч. 2. — Летичевский М. А. (1947). Нерестовое значение авандельты Волги. Всесоюз. н.-и. инст. рыбн. хозяйства и океанографии (ВНИРО). Доклады. — Распопов И. М. (1965). Важнейшие задачи советской гидробиологии. В сб.: Проблемы современной ботаники, 1.

Азовский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства (АзНИИРХ),
г. Ростов-на-Дону.

(Получено 26 VI 1969).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (234.850)

М. М. Сторожева

К ПОЗНАНИЮ ФЛОРЫ КЫТЛЫМСКИХ ГОР (УРАЛ)

M. M. STOROZHEVA. A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE FLORA OF THE KYTLYM MTS

Предлагаемая работа устраняет ошибки, встречающиеся в трудах ботаников, посетивших горы Кытлыма. К сожалению, некоторые из ошибок механически переносятся в новые работы, что искажает представление не только о флоре Кытлымских гор, но и о флоре Урала в целом. Внесенные нами поправки и дополнения уточняют ареалы растений, описанных в данной статье.

При исследовании флоры Кытлымских гор (Конжаковский, Косьвинский, Тылайский, Семичеловечий, Сухогорский, Очий и Павдинский Камни, Серебрянский и Перевальный хребты, горы Колпак, Катышперская, Плешивая и Буртым) нами обнаружен ряд растений, которые не были указаны для Урала; с другой стороны, некоторые растения, по-видимому, приводились для этих гор ошибочно.

Новинками для Урала являются:

1. *Euphrasia altaica* Serg. Описана Л. П. Сергиевской для Алтая. Больше пока нигде неизвестна. Найдена нами в 1962 г. на дунитовом плече горы Косьвинский Камень в пятнистой тундре, а в 1965 г. на вершине горы Сухогорский Камень в лишайниково-кустарничковой тундре.

2. *Euphrasia krylovii* Serg. Описана Л. П. Сергиевской с Алтая, считалась эндемом. В Кытлыме собрана на горе Косьвинский Камень.

3. *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. Распространена по всей Сибири до Дальнего Востока; самое западное ее нахождение отмечено около Кургана, для Урала в литературе не указана. Найдена на восточном склоне горы Косьвинский Камень в горнотундровом поясе у ручья.

4. *Hieracium glomeruliferum* P. B. Собрана нами на лесной дороге на южном склоне горы Катышперская. Тип этого вида, хранящийся в Мюнхене, якобы был собран около Петербурга. Находка для Урала является новостью.

5. *Hieracium subcrectum* Schischk. et Steinb. f. *pilosius* Juxip. Основной вид отмечен для многих мест Урала, f. *pilosius* Juxip. указывается впервые.

6. *Hieracium taigense* Schischk. et Serg. Упоминается для района р. Ларь-Еган (приток Оби), для Урала не была указана. Собрана нами на лесной дороге в сосновом лесу на восточном склоне горы Катышперская.

7. *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. var. *coerulea*. Найдена эта синцветная форма на вершине горы Семичеловечий Камень, где растет вместе с типичной белой.

8. *Thalictrum altaicum* (Schischk.) Serg. Б. Р. Шишкиным сначала был описан как разновидность *Th. simplex*. Растет этот вид на Алтае, больше пока нигде не был указан. Собран нами только однажды на шлейфе восточного склона дунитового плеча горы Косьвинский Камень.

Ошибочно приведены для Кытлымских гор следующие виды растений:

1. *Swertia perennis* L. (= *S. obtusa* Ledeb.). И. И. Лепехин указывает ее обильное произрастание на горе Конжаковский Камень (1814). Направляясь из г. Верхотурья к Уральским горам, он наблюдал ее в лесах между дер. Бессоновой и с. Лялинским. Текст И. И. Лепехина иллюстрирован зарисовкой *Swertia* (см. приложение в конце книги И. И. Лепехина, табл. 5). При этом Лепехин называет ее «болотной василиок» (стр. 82). Произрастание данного вида в Зауралье (около дер. Бессоновой) во времена Лепехина не вызывает сомнения. Но для горной территории (Конжаковский Камень) *Swertia* приводится ошибочно. Так, описывая посещение горы Конжаковский Камень 16 июня 1771 года и перечисляя растущие там растения, И. И. Лепехин отмечает, что «...при самых болотинах изобильно рос горной василек (в)». В подстрочной сноске значится «(в) *Swertia perennis* vid. табл. IV, f. 2». Следует обратить внимание на то, что здесь ученый называет растение уже не «болотным», а «горным» васильком. Рисунок, помещенный на табл. 4, f. 2, изображает не *Swertia*, а *Saxifraga punctata*. Последнее подтверждается и описанием рисунка, данным в «Прибавлении» в конце книги (стр. 27—28), где это растение значится как «Каменелом трава (= *Saxiflora*)» *Saxifraga punctata* действительно растет изобильно по мокрым местам около ключей, в верхней редколесной полосе горнолесного пояса (субальпы) на горах Северного Урала, в том числе и на горе Конжаковский Камень. Ошибка в тексте работы И. И. Лепехина произошла по недосмотру при печатании, так как начертание латинских названий «*Swertia perennis*» и «*Saxifraga puncta*» схожи и могли быть спутаны, особенно если они были в рукописи написаны неразборчиво или сокращены до первых букв.

2. *Alchimilla alpina*. Отмечена И. И. Лепехиным без указания автора названия для горы Косьювинский Камень. Во «Флоре Западной Сибири» этот вид не числится. Во «Флоре СССР» *Achimilla alpina* L. указывается для Европейской Арктики (о. Кильдина, п-ва Рыбачьего, Иоконских островов), для Гренландии и гор Южной Европы.

3. *Alsine hirsuta*... Указана О. Е. Клером (по сборам Черданцева) для горы Косьювинский Камень (1907). Является синонимом *Minuartia oriena* (Matt.) Schischk. На Урале этот вид не произрастает.

4. *Anemone umbellata*. Отмечена И. И. Лепехиным для горы Конжаковский Камень. *A. umbellata* Willd. — южноевропейское растение, а *A. umbellata* Lam. тождественно с *A. narcissiflora* L., произрастающей на юге Закавказья, в Армении и т. д. Вероятно, имелось в виду *A. biarmiensis* Juz.

5. *Anemone nemorosa* L. Ошибочно указана И. И. Лепехиным для горы Павдинский Камень. Этот западноевропейский вид до Урала не доходит и замещается здесь *A. altaica* Fisch.

6. *Anemone triflora*. И. И. Лепехин приводит ее также для горы Павдинский Камень. Возможно, он имел в виду произрастающую здесь *A. reflexa* Steph.

7. *Arabis ambigua* DC. (= *A. media* N. Busch). Указывается О. Е. Клером (по сборам Черданцева) для горы Косьювинский Камень. Во «Флоре СССР» приводится для Восточной Сибири. Очевидно, этот вид спутан с близким к нему *A. septentrionale* N. Busch.

8. *Carex verna* Vill. Приводится П. Н. Крыловым (1881) для горы Косьювинский Камень. Но во «Флоре Западной Сибири» этих указаний уже нет. Последующими ботаниками нахождение этой осоки на горах Кытлыма не подтверждено, так как едва ли мог проникнуть сюда в горы этот южностепной вид.

9. *Centaurea sibirica* L. Указана И. И. Лепехиным в березняке в подножии горы Косьювинский Камень. Помещая этот вид в списке растений с Урала, по данным И. И. Лепехина, П. Н. Крылов все же поставил знак вопроса. Последующими ботаниками и нами нахождение этого вида здесь не подтверждается.

10. *Cerastium alpinum* L. Отмечается О. Е. Клером и П. Н. Крыловым для горы Косьвинский Камень, а К. Н. Игошиной для Конжаковского, Серебрянского и Тылайского Камней. В действительности это растение, присущее Европейской Арктике, заходит только на Полярный Урал. У *Cerastium alpinum* L., что хорошо просматривается на фотографии, помещенной в работе Гультена (Hultén, 1956), все части растения опушены длинными шелковистыми волосками. У ясколок Кытлымских гор такое опушение отсутствует. За *C. alpinum* вышеуказанные авторы ошибочно принимали эндемичный вид *C. krylovii* Schischk. et Gocz., распространенный в большом количестве на горах Кытлыма.

11. *Cerastium fischerianum* Serg. Отмечена П. Н. Крыловым (1881) для горы Косьвинский Камень. Исследования флористов показали, что этот вид обитает только в Дальневосточном крае («Флора СССР», т. VI, стр. 456, 1936; «Флора Зап. Сиб.», т. XII, ч. 2). На Урале и в Западной Сибири произрастает замещающий его вид *C. beerlingianum* Cham.

12. *Cerastium triginum* Vill. Указан О. Е. Клером (по сборам Черданцева) для горы Косьвинский Камень. Наши тщательные поиски этого вида не увенчались успехом. Старые сборы *Cerastium*, хранящиеся в гербарии Уральского филиала АН СССР, а также новые материалы А. К. Скворцова с горы Денежкин Камень, определенные им как *C. triginum*, при просмотре оказались *C. krylovii* Schischk. et Gocz. (все имеют по 5 столбиков).

13. *Convallaria verticillata*. . . Неизвестно какое растение имел в виду И. И. Лепехин, указывая его для горы Косьвинский Камень.

14. *Dianthus collinus* W. К. По сборам Черданцева, О. Е. Клер указывает это растение для горы Тылайский Камень. Во «Флоре СССР» он числится как синоним вида *D. euponticus* Zapal., встречающегося в Юго-Западной Европе. Очевидно, имелся в виду *D. repens* Willd., растущий на Кытлымских горах.

15. *Digitalis lutea* (= *D. grandiflora* Mill.). . . Ошибочно указана И. И. Лепехиным для окрестностей гор Павдинский и Косьвинский Камни. Позднейшими ботаниками произрастание здесь этого вида не подтвердилось.

16. *Eritrichium pectinatum* DC. П. Н. Крыловым указан для горы Семичеловечий Камень. В итоге критического просмотра собранных Крыловым экземпляров Л. П. Сергиевская выделила для Урала эндемичный вид *E. uralensis* Serg.

17. *Euphrasia officinalis* L., *Hieracium murorum* L., *Luzula campestris* DC., *Thymus glabra* Mill. — полиморфные виды; в данное время они разбиты на более мелкие, поэтому трудно сказать, какие из последних имелись в виду при описании флоры Кытлымских гор.

18. *Oxytropis approximata* Less. Растет на Южном Урале. Для Северного Урала приводится ошибочно. *Oxytropis*, собранный нами на Кытлымских горах, сравнивался (при участии Б. А. Юрцева) с образцами *O. approximata* Less. с Ильменских гор, хранящимися в гербарии БИНа. Оказалось, что он по ряду признаков не идентичен с ними и представляет собою *O. sordida* (Willd.) Pers. Видимо, последний вид спустился по хребту из арктических широт и находится здесь на южном пределе распространения на Урале.

19. *Oxytropis campestris* DC. П. Н. Крылов приводит этот вид для Конжаковского Камня по р. Серебрянке. По данным «Флоры СССР», *O. campestris* — западноевропейский вид и встречается в пределах СССР только на Карпатах. Указанные П. Н. Крыловым находки принадлежат виду *O. sordida* (Willd.) Pers., встречающемуся здесь по галечникам рек, сбегаящих с гор (рр. Серебрянка, Лобва, Катышер).

20. *Polygala sibirica* L. И. И. Лепехин указывает ее для горы Павдинский Камень. Вероятно, он наблюдал *P. comosa* Schkuhr, так как *P. sibirica* L. сюда с юга из лесостепи не заходит.

21. *Poa chaixii* Vill. Указана П. В. Сюзовым для горы Косьвинский Камень (1912). Распространен этот вид в лесах Кавказа, Скандинавии,

Средней и Атлантической Европы, Средиземноморья, на Балканах, а также в Армяно-Курдистанской области географического районирования, принятого во «Флоре СССР». Вероятнее всего, это *P. remota* Forsel., указываемая К. Н. Игошиной для гор Кытлым (1931).

22. *Sedum rupestre*, *Salix pumila*. Трудно сказать, какие растения имел в виду И. И. Лепехин, указывая их для гор Косьвинский и Конжаковский Камень.

23. *Sedum appium*. . . Указан И. И. Лепехиным для горы Косьвинский Камень. Этот вид растет на Кавказе и последующими ботаниками указания Лепехина для Кытлымских гор не подтверждаются.

24. *Spiraea crenata* L. Указана И. И. Лепехиным для горы Павдинский Камень. Этот вид на север не заходит.

25. *Taraxacum palustre*. Приводится П. В. Сюзевым для горы Косьвинский Камень. Во «Флоре СССР» он указан как синоним *T. suecicum* Nag., который распространен на западе европейской части СССР.

26. *Silene tenuis* Willd. Указана П. Н. Крыловым для гор Конжаковский, Сухой и Семичеловечий Камни, а К. Н. Игошиной для гор Семичеловечий и Конжаковский Камень. Во «Флоре СССР» этот вид не приводится. П. Н. Крылов, вероятно, имел в виду *S. paucifolia* Ledeb. К. Н. Игошина (личное сообщение) указала, что под именем *Silene tenuis*, опубликованном в ее ранних работах, следует понимать *S. paucifolia* Ledeb.

27. *Hesperis sibirica* L. Указана И. И. Лепехиным для горы Косьвинский Камень. Ботаники, посетившие горы Кытлыма, не подтверждают данные Лепехина.

Примечание. Растения, впервые указанные для Урала, проверены и частично определены Л. П. Сергиевской, ястребинки определены А. Я. Юксом, которым автор глубоко благодарен.

ЛИТЕРАТУРА

Игошина К. Н. (1931). Высокогорная растительность Среднего Урала. Журн. Русск. бот. общ., 1. — Клер О. Е. (1907). Материалы о флоре Уральского края (список растений, собранных А. Черданцевым в горах Качканара, Косьвинском и Тылайском Камнях). Зап. УОЛЕ, XXVI. — Крылов П. Н. (1881). К флоре Пермской губернии. Тр. общ. естествознания при Казанск. унив., IX, 6. — Лепехин И. И. (1814). Дневные записки путешествия Ивана Лепехина, академика и медицины доктора, по разным провинциям Российского государства в 1771 г. ч. III, изд. в Санкт-Петербурге, при имп. АН. — Сюзев П. В. (1912). Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии (с приложением ботаникогеографической карты Пермской губернии). — Флора Западной Сибири. (1927—1964). I—XII. — Флора СССР. (1934—1964). I—XXX. — Hultén Eric. (1956). The *Cerastium alpinum*-complex. A case of World-Wide introgressive hybridization. Svensk. Botan. Tids., Bd. 50 (3) : 411—495.

г. Свердловск.

(Получено 19 VI 1969).

УДК 58.036 : 551.34 : 58 (574.575.1)

В. А. Бурьгин и Л. Е. Маркова

ДЕЙСТВИЕ МОРОЗОВ НА ЭФЕМЕРОВУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНЫХ КЫЗЫЛКУМОВ

С 4 рисунками

V. A. BURYGIN AND L. E. MARKOVA. THE EFFECT OF FROSTS
ON THE EPHEMERAL VEGETATION OF THE SOUTHERN PART OF THE KYZYLKUMY
DESERT

В работе приводятся результаты наблюдений в естественных условиях Южного Кызылкума за повреждениями, наносимыми зимними морозами эдификаторам эфемерно-эфемероидной растительности.

Известно, что при наличии достаточного тепла и влаги в почве такие эдификаторы эфемеровой растительности пустынь Средней Азии, как

пустынная осока *Carex pachystylis* и живородящий мятлик *Poa bulbosa*, могут отрастать с осени и в течение зимних месяцев образовывать 4—5 хорошо развитых листьев. То же самое наблюдается у других представителей эфемеров и эфемероидов среднеазиатских пустынь и предгорий (многие виды родов *Gagea*, *Iris*, *Allium*, *Bongardia*, *Alyssum*, *Bromus*, *Chorispora*, *Malcolmia*, *Veronica*, *Koelpinia* и др.).

Растения, проходящие ранние этапы онтогенеза, в теплые дни осенних и зимних месяцев имеют лучшие возможности для дальнейшего роста и развития в короткий весенний период, чем особи, развивающиеся после холодной зимы и начинающие отрастать только в марте—феврале. Кроме того, в суровые зимы морозы могут не только прекращать вегетацию, но и повреждать отросшие надземные части многолетников и убивать всходы однолетников.

Растения, сильно поврежденные зимой, весной отрастают плохо.

Таким образом, температурный режим зимних месяцев влияет на весенний рост, развитие и продуктивность эфемеровой растительности. Подавляющее большинство представителей эфемеровой растительности являются озимыми формами или «двуручками» (Маркова, 1966). Продуктивность их у культурных растений в первую очередь определяется условиями зимовки.

К сожалению, приспособленность среднеазиатских эфемеров и эфемероидов к перенесению низких температур и особенно поведение растений весной, после перенесения морозов, изучены очень слабо.

Исследуя явление зимней вегетации растений Средней Азии, В. А. Бурыгин и Н. С. Запрометова (1957), Н. Т. Нечаева (1966) и Л. Е. Маркова (1966) выявили состав однолетних и многолетних видов, способных вегетировать в период с ноября до февраля, но почти не затронули вопроса о зимостойкости этих растений. Некоторые данные о повреждаемости морозами эфемеров и эфемероидов были получены в условиях полевого опыта зимой 1966/67 г. под Ташкентом (Бурыгин и Маркова, 1968), но никаких наблюдений в естественных условиях Узбекистана до сих пор не было.

С целью выяснения влияния морозов и оттепелей на зимневегетирующую растительность пустынных и полупустынных районов Самаркандской и Бухарской областей Узбекистана на течение февраля 1967 г. был предпринят ряд маршрутных поездок.

Прежде чем перейти к характеристике повреждения морозами зимневегетирующих растений, следует остановиться на анализе метеорологической обстановки, сложившейся в осенне-зимний период 1966/67 г. Из данных метеостанций Аяк-Агитма (для равнинной части Юго-Западного Кызылкума) и Нурата (для подгорных равнин вдоль хр. Нуратау) следует, что значительные понижения температуры воздуха были уже в конце ноября, когда минимальные температуры доходили до -12.5° . Холодной была вторая половина ноября и первая декада декабря. Устойчивые морозы порядка -15 — -17° наблюдались в конце декабря и начале января. Наступившее затем потепление снова сменилось устойчивыми морозами, продолжавшимися с конца января до середины февраля (рис. 1.).

График хода минимальных температур на поверхности почвы (рис. 2.) показывает, что уже в конце октября начались заморозки порядка -7° , которые в ноябре доходили до -16° , а в конце декабря достигали -20° . Минимальная температура на поверхности почвы в конце января и феврале почти все время была отрицательной, и почва промерзла до глубины 28 см. В этот период круглосуточные отрицательные температуры отмечались со второй декады декабря и до конца февраля, сменяясь кратковременными оттепелями.

По данным этих же станций, период с октября 1966 по март 1967 г. был довольно засушлив в сравнении со среднемноголетними данными. В октябре осадков выпало несколько больше нормы, что дало возмож-

ность осоке и мятлику начать вегетацию. Однако в ноябре и декабре осадков почти не было, их суммарное количество составило всего 3% от средней многолетней нормы. Примерно такая же картина наблюдалась и в конце января (в районе Аяк-Агитмы выпало 3.6 мм осадков, или 5% от средней многолетней нормы, а у Нурата почти многолетняя норма — 26 мм). В феврале количество осадков было близко к средней многолетней норме (рис. 3).

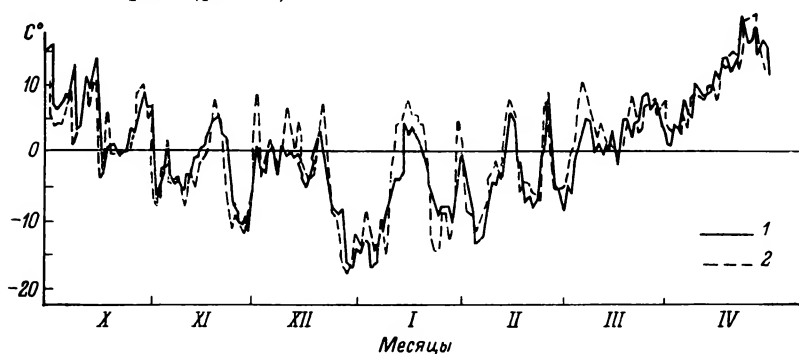


Рис. 1. Минимальные температуры воздуха с октября 1966 по апрель 1967 г.

Данные агрометеостанций: 1 — Аяк-Агитма; 2 — Нурата.

В результате неблагоприятной метеорологической обстановки осенних и зимних месяцев на подгорных равнинах вдоль хр. Нуратау (рис. 4) на всем протяжении от г. Джизак до районного центра Нурата в 20-х числах февраля совершенно отсутствовали всходы зимневегетирующих однолетников. Очевидно, они не проросли с осени и не имели возможности взойти зимой. Не было всходов и на бургисто-грядовых песках, окаймляющих с юга и севера Айдарскую впадину. Эфемеры от-

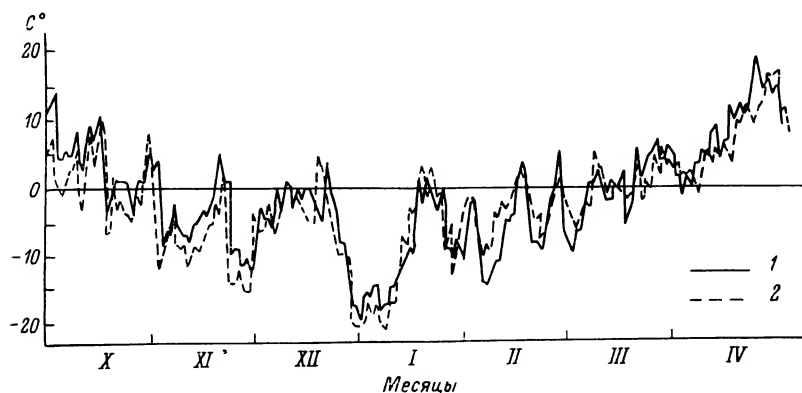


Рис. 2. Минимальные температуры на поверхности почвы с октября 1966 по апрель 1967 г.

Данные агрометеостанций: 1 — Аяк-Агитма; 2 — Нурата.

существовали также в Кенимехчуле и на склонах останцового хр. Кульджуктау.

Иначе обстояло дело с травянистыми многолетниками: пустынными осоками и мятликом живородящим. Наличие достаточного тепла и влаги в октябре позволило им начать вегетацию и образовать по 3—4 листа, достигавших в длину 6—8 см. Однако декабрьские морозы нанесли осоке (*Carex physodes*) существенные повреждения, особенно экземплярам, вегетировавшим на склонах песчаных гряд в районе солончака Айдар. Несколько меньшие повреждения наблюдались у *Carex pachystylis*, обитавшей на подгорной равнине вдоль хр. Нуратау.

У всех обследованных растений обоих видов осоки 2—3 первых листа были совершенно сухими, а 3-й или 4-й лист поврежден на 3/4 своей длины. Зелеными оставались только прикрытые и неразвернувшиеся последующие листья. Подобный однообразный характер повреждений листьев осок наблюдался повсюду на подгорных равнинах, на склонах различных экспозиций, в западинках, даже в относительно защищенных местах и под кронами кустарников. Осока была повреждена также на склонах останцового хр. Кульджуктау и на равнинах Южных Кызылкумов к северу от г. Кенимеха и г. Шаффрикана.

Совершенно иначе во всех этих местах выглядел живородящий мятлик. В конце января на растениях было по 3—4 листа длиной до 4 см без следов повреждений морозами (даже в условиях, где осоки получили

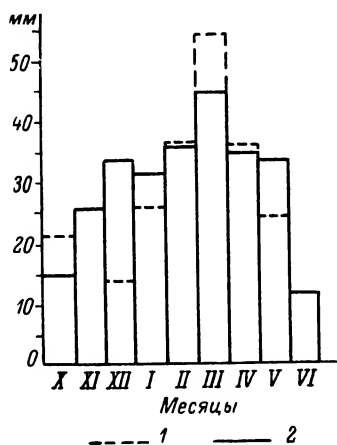


Рис. 3. Осадки за период с октября 1966 по апрель 1967 г. (1) в сравнении с многолетними данными (2). Данные агрометеостанции Нурата.

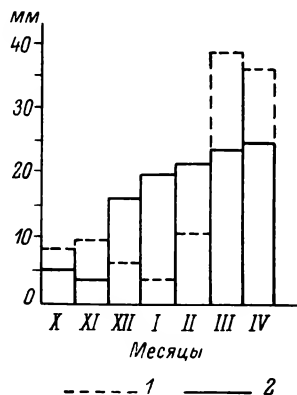


Рис. 4. Осадки за период с октября 1966 по апрель 1967 г. (1) в сравнении с многолетними данными (2). Данные агрометеостанции Аяк-Агитма.

наиболее серьезные повреждения). Очевидно, устойчивость зимневегетирующего мятлика к низким температурам значительно выше, чем у упомянутых видов осок.

Интересная картина зимней вегетации растений наблюдалась в горах Нуратинского хребта Самаркандской области. На южных склонах, под скалами и особенно по днищам саев, где был хороший водосбор, в феврале месяце обнаружено большое количество всходов раннецветущих однолетников. Среди них особенно часто встречались проростки *Adonis parviflora*, *Alyssum desertorum*, *Arabis auriculata*, *Bromus tectorum*, *Cerastium inflatum*, *Lamium amplexicaule*, *Malcolmia africana*, *Chorispora tenella*, *Drabopsis verna* и других видов. Всего нами было определено 17 видов проростков однолетников, не имевших никаких следов повреждений морозами.

Прорастание однолетников, наблюдавшееся в укрытиях и хорошо увлажненных местах по саям гор Нуратау, заставляет предположить, что их отсутствие на открытых подгорных равнинах в этот же период объясняется не только недостатком тепла, но также сухостью почвы.

Проведенные наблюдения позволяют заключить, что даже в зимы с довольно неблагоприятными гидротермическими условиями вегетация эдификаторов эфемеровой растительности все же имеет место. Пустынные осоки и живородящий мятлик успевают быстро отрасти с осени, а за довольно короткие промежутки зимних оттепелей образуется значительное количество листьев. Однако низкие температуры (как, например, зимой 1966/67 г.) могут причинить осокам повреждения, в результате

которых почти все листья отмирают. Очевидно, это отражается и на их весенней вегетации.

Трудно сказать, в какой мере зимние повреждения надземных органов повлияли на весеннюю вегетацию осок в 1967 г.; однако в марте и апреле 1967 г. во всех повторно обследованных районах мы констатировали весьма слабое отрастание листьев, наличие укороченных цветоносов и слабое плодоношение, хотя обильные мартовские осадки (везде превысившие многолетнюю норму) хорошо увлажнили корнеобитаемые горизонты.

Ослабление весеннего роста и развития пустынных осок могло зависеть от многих причин и, в частности, от их обмерзания во время зимней вегетации.

Живородящий мятлик проявляет значительно большую устойчивость к морозам. Его вегетация в зимние месяцы способствует весной после перенесенных морозов хорошему последующему развитию без особых отклонений от нормы.

ЛИТЕРАТУРА

Бурыгин В. А. и Н. С. Запрометова (1957). О сроках весеннего окончания вегетации некоторых эфемеров и эфемероидов Южных Кызылкумов. Узб. биол. журн., 4. — Бурыгин В. А. и Л. Е. Маркова. (1968). О влиянии водного фактора на зимнюю вегетацию растений в Кызылумах. В сб.: Полезные дикорастущие растения Узбекистана и их использование. — Маркова Л. Е. (1966). Некоторые биологические особенности эфемеров однолетников. Узб. биол. журн., 1. — Нечаева Н. Т. (1966). Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии.

(Получено 18 IV 1969).

Институт ботаники
Академии наук
Узбекской ССР,
г. Ташкент.

УДК 581.47+581.48+581.45 : 582.475

И. В. Волосевич

О РЕЗКОМ ИЗМЕНЕНИИ МОРФОЛОГИИ ШИШЕК У ЕЛИ

С 3 рисунками

I. V. V O L O S E V I C H. ON A CONSPICUOUS CHANGE OF THE CONE MORPHOLOGY
IN SPRUCE

Описывается обнаруженная в Архангельской обл. ель с шишками, необычными по форме, размеру и строению. Характеризуются отдельные морфологические признаки найденного дерева.

В настоящем сообщении описывается экземпляр ели, резко отличающийся по виду и размеру шишек от форм ели, произрастающих на Европейском Севере и известных по литературным данным (Деревья и кустарники СССР, 1949; Сукачев, 1938, 1940; Каппер, 1954, и др.). Дерево обнаружено в ходе лесоводственных исследований, производившихся летом 1968 г. в Челмохотском лесничестве Емецкого лесхоза Архангельской обл. (подзона средней тайги), среди модельных деревьев, срубленных для анализа роста. Место произрастания — ельник-черничник свежий IV класса бонитета, сформировавшийся из подроста и тонкомера после выборочных рубок 90- и 40-летней давности. Состав древостоя: 7Е 2Б 1Л ед Ос, полнота 0.9 при резко неравномерной сомкнутости

полога, запас на 1 га 188 м³. Средняя высота ели и березы 16 м, диаметр 18 см, у лиственницы соответственно 23 м и 32 см. Возраст ели от 50 до 250 лет (средний 126), лиственницы 250 и 320 лет, березы 50—80 лет. В формовом составе преобладают помеси *Picea abies* (L.) Karst. и *Picea obovata* Ledeb.

Описываемое дерево было хорошо развито, с мощной густой кроной протяженностью на 69% длины ствола и поперечником 4.5 м. Высота его 19 м, диаметр на высоте 1.3 м — 24 см, возраст 249 лет. До 2 м ствол полностью очищен от сучьев, с 2 до 5 м зона сухих сучьев. Тип ветвления близок к гребенчатому. В верхней трети кроны сучья отходят от ствола под углом 100—90°, в средней — 90—70°, в нижней — 70—50°.



Рис. 1. Ветвь ели с шишками.

Хвоя темно-зеленая, жесткая, несколько сплюснутая, слабо изогнутая, четырехгранная. Чаше хорошо выражены две боковые грани и одна верхняя при сглаженной, в той или иной мере, нижней. Межгранные поверхности хвои вогнуты в виде желобков. Вдоль каждого из них располагается по 2 ряда устьиц на верхней стороне хвои и по 3—4 ряда на нижней. Длина хвои 8—15 мм, ширина 1—2 мм. На боковых побегах хвоя располагается спирально и неравномерно, более густо с нижней стороны побега. Кора обычного вида: до высоты 3 м мощная с глубокими продольными трещинами, от 3 до 5 м — с хорошо дифференцированными чешуями, от 5 до 7 м — гладкая, начавшая растрескиваться.

В последнее время дерево росло в условиях относительной свободы. До ближайшего дерева на юго-восток около 2.5 м, в других направлениях 5—7 м. В прошлом ель испытывала сильное угнетение; в непосредственной близости имеются: в 2 м на запад — пенёк лиственницы диаметром более 50 см, давностью рубки 90 лет; в 3 м на северо-восток и юг три еловых пня диаметром 24—28 см, давностью рубки 40 лет. Находясь длительное время в состоянии угнетения, дерево к возрасту 210 лет имело высоту 9 м, диаметр 11 см, средний прирост по высоте не превышал за это время 4—5 см в год. В дальнейшем, в связи с проведенной выборочной рубкой, обстановка резко улучшилась и за последние 39 лет дерево приросло в высоту на 10 м. Среднегодовой прирост за этот период был равен по высоте 25 см, по диаметру 3 мм. К моменту наблюдения (возраст 249 лет) прирост продолжал оставаться

высоким и составлял в среднем за последние 10 лет по высоте 28 см и по диаметру 3.5 мм в год.

По внешнему виду дерево не отличалось от обычной ели, за исключением шишек, которые по своей форме имеют очень мало общего с шишками ели, произрастающей на Европейском Севере. В период наблюдения (последняя декада августа) на дереве обнаружено 60 шишек прошлого года и 5 шт. свежих. Расположены они на концах побегов и в закрытом виде имеют правильную шаровидную или яйцевидную форму (рис. 1). У полностью раскрывшихся шишек форма широко-яйцевидная или округлая, несколько приплюснутая сверху и снизу (рис. 2, *з*). Их размеры по высоте 10—31 мм (в среднем 19.3), по ширине 11—32 мм (средняя 21.8). Среднее отношение ширины к высоте 1 : 0.9. Цвет шишек

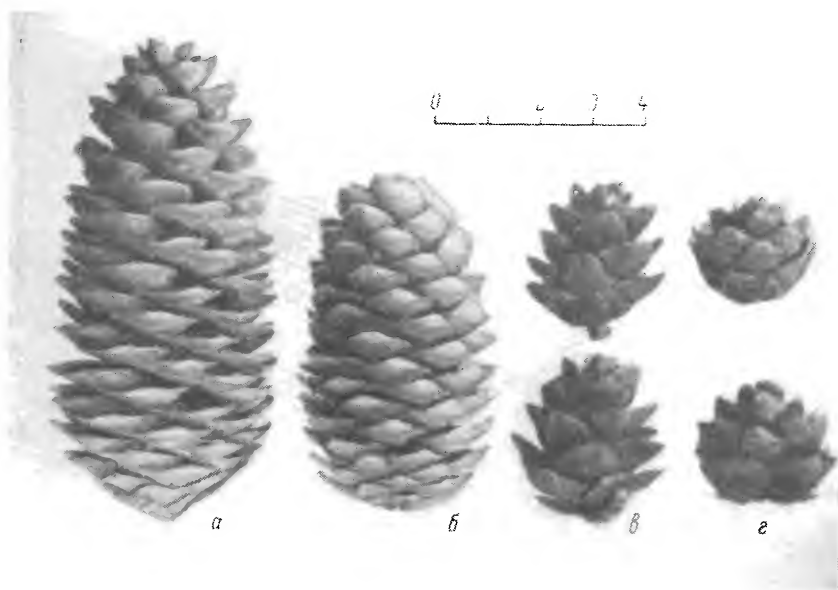


Рис. 2. Обычные шишки ели из района исследований (*а, б*) и лиственницы (*в*) в сравнении с шишками описываемой ели (*г*).

перед созревaniem буровато-фиолетовый, зрелых — коричневатый. Число семенных чешуй в шишках 15—30 шт. (в среднем 24). Длина чешуй 8—15 мм (в среднем 11), ширина 5—13 мм (средняя 9). По форме чешуи резко отличаются от еловых и несколько похожи на лиственничные (рис. 3). В очертании они чаще яйцевидные или овально-округлые, кожисто-деревянистые, сильно вогнутые (глубоко ложковидные), с несколько суженной или округлой и слегка зазубренной верхней кромкой, край которой сильно загнут внутрь. Внешняя поверхность верхней части чешуи желтовато-коричневая, блестящая, с заметными легкими продольными бороздками. Нижняя половина чешуй, перекрытая соседними чешуями, коричневато-красноватая, матовая. На вид шишки здоровы. При вскрытии оказывается, что многие из них в большей или меньшей мере повреждены еловой шишковой галлицей *Kaltenbachiola strobi* Winn.

Характерно, что все шишки прошлого года к указанному сроку оказались с семенами, тогда как на других елях к этому времени (конец августа) шишки, как правило, были уже пустые. Семена серовато-бурые, вытянуто-обратнояйцевидные, с заостренным и несколько суженным и скошенным носиком, иногда с приплюснутостью отдельных боковых поверхностей и выраженными гранями. Соединение с крылышками слабое. Семена мелкие, средняя ширина 1.3 мм, длина — 2.8 мм. Вес 1000 шт.

1 г, ширина семени от 0.8 до 2.5 мм, длина от 2 до 3.5 мм. Легкость семян объясняется не только их малым размером, но и тем, что в большинстве своем они оказались пустыми. Однако делать на основании этого вывод, что дерево не могло давать жизнеспособные семена, по-видимому, нельзя, так как на Европейском Севере на протяжении последних лет вообще качество семян у ели очень низкое и они в массе были пустыми. Чаще семена располагаются по два у основания одного крыла, сросшегося



Рис. 3. Семена, крылатки и семенные чешуи.
а — ели из района исследований, б — лиственницы, в — опистываемой ели (чешуи по размеру средние и крупные).

из двух (рис. 3, в). Форма сросшихся крылаток в очертании овально-округлая, суженная книзу, иногда обратнойцевидная. Края ровные, чаще с конической выемкой на верхней кромке. Ширина от 4 до 9 мм (средняя 6.7), длина от 5 до 11 мм (средняя 7.1). У крылаток нормальных (несросшихся) ширина 2—4 мм.

Приведенный материал показывает, что наибольшие видимые отличия наблюдаются в строении органов плодоношения. Для сравнения помимо материала из района исследований использованы данные, приводимые О. Г. Каппером (1954) о ели и лиственнице и данные Н. В. Дылиса (1947), характеризующие лиственницу Сукачева из Шелековской лесной дачи Архангельской обл. При сравнении шишек обнаруженной нами ели с шишками обычных для Севера форм ели сибирской и европейской видно, что разница намечается в размере и форме шишек, строе-

нии семенных чешуй и крыла. По длине шишки нашей ели в 3—5 раз меньше нормы, по ширине — в 1.5—2 раза. Вместо вытянутой цилиндрической или веретенообразной формы они широко-яйцевидные или шаровидно-приплюснутые. Отношение ширины к высоте (раскрытые шишки) не 1:2.1, а 1:0.9, т. е. вдвое больше. Семенных чешуй в шишках на 70—80 шт. меньше, они в среднем на 6 мм короче и на 3 мм уже, чем обычно у ели. Чешуи, как уже указывалось, более вогнутые, глубоколожковидной формы, с верхней кромкой, сильно загнутой внутрь.

По размеру и форме шишки нашей ели похожи на шишки лиственницы: они широко-яйцевидны или округлы, соотношение ширины и длины у них оказывается очень близким к тому же соотношению у лиственницы. Так, в описываемом случае оно колеблется от 1:0.8 до 1:1.2, а для лиственницы от 1:0.8 до 1:1.02. Число чешуй в шишках описываемой ели лишь на 6—10 шт. меньше, чем у лиственницы Сукачева; при сравнении с лиственницей сибирской эта разница еще меньше. Не менее значительное сходство отмечается также в конфигурации семенных чешуй, особенно в нижней их части (рис. 3).

Своеобразие формы и строения крылаток, по-видимому, следует рассматривать как вторичный признак, приобретенный в связи с изменением размеров и формы шишек.

В качестве причин, которые могут вызвать изменения в строении шишек, называют высокий возраст дерева, отклонения от нормальных условий произрастания сезонного и временного порядка (дожди, засуха, болезнь и т. д.), индивидуальные особенности произрастания дерева, межформовую гибридизацию ели, разницу положения шишек в кроне и др. Однако все отмеченные факторы в отдельности или в том или ином комплексе могут влиять на интенсивность плодоношения, размер шишек или степень и характер их повреждений, но обычно не ведут к резкому изменению их строения. К тому же, применительно к нашему случаю, влияние некоторых из указанных факторов, таких как резкие воздействия, связанные с погодными условиями и пожарами или неблагоприятностью индивидуальной обстановки произрастания, исключаются, так как таковые за последнее время не имели места. Состояние дерева хорошее, обстановка для его роста вполне благоприятная и, несмотря на высокий возраст, оно на протяжении последних 39 лет отличалось хорошим ростом. Поражение самих шишек еловой шишковой галлицей, по-видимому, также нельзя рассматривать как причину описываемого явления, так как это заболевание обычно не ведет к столь сильному видоизменению шишек. К указанному надо добавить, что строение всех обнаруженных на дереве шишек двух последних лет, независимо от их положения в кроне, одинаково, что исключает возможность влияния неблагоприятных сезонных явлений. Кроме того, сезонность действия погодных и стихийных факторов неизбежно отразилась бы и на окружающих деревьях, чего отмечено не было.

Сказанное позволяет считать, что описанное явление не является результатом воздействия каких-либо кратковременных экологических факторов, а имеет более глубокие причины и характеризует достаточно сложившуюся и своеобразную индивидуальность найденной ели.

ЛИТЕРАТУРА

Деревья и кустарники СССР. (1949). I. — Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственница. — Каппер О. Г. (1954). Хвойные породы. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Сукачев В. Н. (1940). Определитель древесных пород.

Институт леса и лесохимии,
г. Архангельск.

(Получено 11 II 1970).

Б. А. Винтерголлер

ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЗАПАДНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ ЗАИЛИЙСКОГО АЛАТАУ

С 1 рисунком

B. A. WINTERHOLLER. THE FOREST VEGETATION OF THE WESTERN EXTREMITY
OF THE TRANS-ILIAN ALA-TAU MTS.

Статья посвящена геоботаническому изучению своеобразной лесной растительности западной оконечности Заилийского Алатау. Впервые описаны яблоневые, алычево-яблоневые, тутовые пойменные леса и абрикосовые (урюковые), каркасовые, кленовые рощи и редколесья ущелий рр. Каракунуз, Суалма, Западное и Восточное Дженишке, Джансай. Дается характеристика подлеска и травостоя. Каркасовые редколесья занимают в этом районе площадь около 500 га и являются уникальными не только на территории Казахстана, но и Средней Азии. Для фитоимелиорации существующих лесов рекомендуются засухоустойчивые древесные породы из природной флоры Средней Азии и Кавказа.

Заилийский Алатау — один из северных хребтов в сложной горной системе Тянь-Шаня. Он протянулся в широтном направлении с запада на восток на 350 км.

Западная часть Заилийского Алатау по сравнению с центральной и восточной слабо изучена в ботаническом отношении. И. Х. Блюменталь (1937), проводивший в 1932 г. геоботанические исследования в этом районе, не упомянул о произрастании лесной растительности. Он пишет: «Отсутствие леса на западной оконечности Заилийского Алатау и прилегающих частях Чу-Илийских гор объясняется сухостью климата, в свою очередь обусловленного незначительной высотой гор и отсутствием на них ледников, конденсирующих влагу и вызывающих выпадение осадков» (стр. 42). Однако автор указывает на недавнюю облесенность территории в связи с наличием пышной луговой растительности, во многом сходной с травяной растительностью лесов.

Впервые о нахождении яблоневых насаждений и единичных деревьев алычи, боярышника и клена в западной части Заилийского Алатау отмечает И. В. Выходцев (1956). Он указывает на приуроченность этих насаждений к нижнему краю пояса средних гор, представленного в основном высокотравными лугами и лугостепями. Однако в работе совсем не упоминаются каркасовые и абрикосовые редколесья на горных склонах, алычево-яблоневые и тутовые рощи в поймах рек.

Яблоневые леса Заилийского Алатау в последние годы интенсивно изучаются коллективом сотрудников Казахского научно-исследовательского института плодоводства и виноградарства Министерства сельского хозяйства КазССР (Джангалиев и др., 1965). Однако эти исследования еще не коснулись западной части Заилийского Алатау.

В 1961 г. нам стало известно о наличии в западной части Заилийского Алатау большого лесного массива, названного нами Каракунузским.

В результате экспедиционных работ в течение летних сезонов 1962—1963 гг., а также во время нескольких экскурсий в 1966—1968 гг. нами была подробно исследована лесная растительность западной оконечности Заилийского Алатау в бассейне р. Каракунуз (см. рисунок).

Район исследований охватывает южные склоны хребта Жетыжол. Он имеет общее северо-западное направление, соединяясь на западе через горы Кендыктас с Чу-Илийскими горами, а на востоке — с Заилийским Алатау и Кастекским (Чуйским) хребтом. Последний заворачивает на юго-запад и спускается к р. Чу. Между поймой р. Чу и горной частью расположена узкая, волнистая полоса предгорий, переходящая на севере в холмистый горный ландшафт. На западе вершины хребта Жетыжол плоски и относительно низки (1000—1500 м) и лишь на востоке они достигают высоты 3000—3200 м (гора Суок-Тюбе, 3274 м). Южные склоны гор, как и северные, изрезаны глубокими, трудно проходимыми

ущельями. Ущелье Каракунуз занимает впадину, идущую с востока на запад между хребтами Жетыжол и Кастекским.

Климат района в целом континентальный. Средняя годовая температура равна 7° , среднемесячные температуры января и июля составляют соответственно -7.2° и $+21.9^{\circ}$. Годовое количество осадков в среднем составляет 360—400 мм. Осадки особенно обильны в теплый период (март—ноябрь) при максимуме в апреле—мае.

Общая площадь лесов в Каракунузском массиве 1103 га. Лиственные насаждения расположены в поймах горных речек и частично по склонам ущелий: Каракунузского, протяженностью до 29 км, Суалма — 16 км,

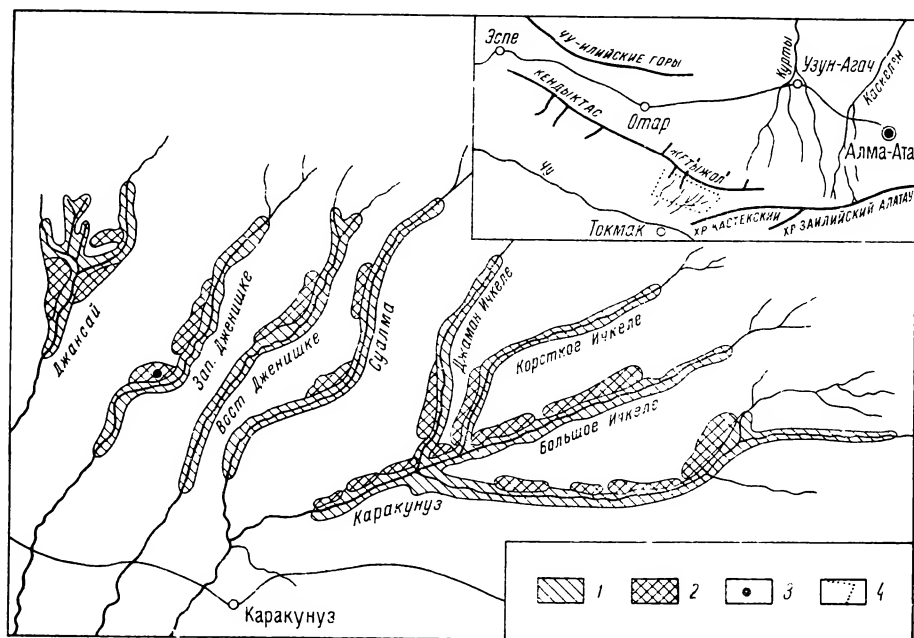


Схема расположения лесной растительности в западной оконечности Зайлиского Алатау.

1 — яблоневые, алычово-яблоневые и туповые пойменные леса; 2 — абрикосовые (урюковые), каркасовые, кленовые рощи и редколесья горных склонов; 3 — местонахождение дикорастущего винограда; 4 — район исследований.

Восточный Дженишке — 14 км, Западный Дженишке — 12 км и Джансай — 10 км (см. рисунок).

Насаждения массива состоят из плодовых и малоценных по качеству и запасам древесины лиственных и кустарниковых пород. Основными лесообразующими породами являются: яблоня *Malus sieversii* (Ledeb.) Roem.,¹ абрикос *Armeniaca vulgaris* Lam., каркас *Celtis caucasica* Willd., клен *Acer semenovii* Rgl. et Herd. В качестве сопутствующих пород встречаются алыча *Prunus sogdiana* Vass., боярышники *Crataegus songorica* C. Koch и *C. altaica* Lge. и др.

Яблоневые леса в Каракунузском лесном массиве занимают площадь 150 га. Они приурочены главным образом к равнинным участкам пойм горных речек или участкам вблизи берегов, слегка волнистым, местами изрезанным логами и промоинами. Почва аллювиальная луговая-лесная суглинистая или супесчаная, темно-коричневая, хорошо увлажненная. Грунтовые воды на глубине от 0.5 до 1—1.5 м. Древостой состоит преимущественно из яблони Сиверса с примесью джунгарского боярышника и единичных деревьев алычи. В прирусловой части встречается ива *Salix depressa* L. Средний диаметр ствола яблони 28 см, средн. высота 9—10 м, средн. возраст 55—60 лет. Сомкнутость крон 0.3—0.4. Подлесок слабо выражен и состоит из следующих видов: sp. — *Rosa platyacantha*

¹ Названия растений приводятся по «Флоре Казахстана», тт. 1—9 (1956—1966).

Schrenk, *Lonicera tatarica* L., *L. altmanni* Rgl. et Schmalh., *Rubus idaeus* L.; sol. — *Rhamnus cathartica* L., *Spiraea hypericifolia* L., *Euonymus semenovii* Rgl. et Herd.

Травяной покров хорошо развит (проективное покрытие 80—90%) и богат мезофильными растениями, характерными для горных лугов. Основу их составляют: сор.³ — *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk.; сор.² — *Aegopodium podagraria* L., *Poa pratensis* L.; сор.¹ — *Urtica dioica* L.; sp. — *Aconitum leucostomum* Worosch., *Dactylis glomerata* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Scaligeria setacea* (Schrenk) Korov., *Carex polyphylla* Kar. et Kir., *Rumex paulsenianus* Rech. f., *Geum urbanum* L., *Thalictrum collinum* Wallr.; sol. — *Eremurus robustus* Rgl., *Polygonum undulatum* Murr., *Milium effusum* L., *Melica altissima* L., *Ligularia macrophylla* (Ldb.) DC., *Geranium collinum* Steph. ex Willd. Моховой покров в яблоневых лесах отсутствует. Лишайники сплошь покрывают стволы и ветви яблони, боярышника и алычи.

Алычево-яблоневые рощи приурочены к наиболее расширенным выровненным частям поймы, удаленным от главного русла реки. Почва аллювиальная лугово-лесная супесчаная. Верхний горизонт темно-окрашенный, рыхлого сложения, до 12 см глубины. Древостой сложный, с ясно выраженным ярусом алычи. Сомкнутость древостоя 0.5—0.7. В первом ярусе преобладает яблоня; высота господствующих деревьев 8—10 м, максимальная — 10—12 м при диаметре ствола 25—30 и 32—35 см соответственно. Второй ярус образован алычей, имеющей высоту 6—8 м и диаметр стволов 18—20 см, а также единичными деревьями клёна Семенова и джунгарского боярышника. Подлесок распределен неравномерно, его общая сомкнутость 0.1—0.2. Здесь отмечены sp. — *Lonicera tatarica*, *L. altmanni*, *Rosa platyacantha*, *R. beggeriana* Schrenk; sol. — *Berberis heteropoda* Schrenk, *Rhamnus cathartica*, *Cotoneaster multiflora* (Desf.) C. Koch.

В травяном покрове (проективное покрытие 45%) встречается более 60 видов, из которых наиболее характерны: сор.¹ — *Aegopodium podagraria*, *Poa pratensis*; sp. — *Scaligeria setacea*, *Polygonum undulatum*, *Dactylis glomerata*, *Cerastium falcatum* Bge., *Poa bulbosa* L., *P. nemoralis* L., *Veronica chamaedrys* L., *Milium effusum*, *Cardamine impatiens* L., *Carex polyphylla*, *Geranium rectum* Trautv., *Geum urbanum*, *Asperula aparine* Bieb., *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk., *Stellaria media* (L.) Cyr., *Lathyrus pratensis* L., *Vicia tenuifolia*; sol. — *Melandrium noctiflorum* (L.) Fries, *Viola suavis* Bieb., *Galium turkestanicum* Pobed., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Arctium tomentosum* Mill., *Thalictrum collinum*, *Asperugo procumbens* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Hesperis sibirica* L., *Vicia sepium* L., *Melica altissima*, *Solenanthus circinnatus* Ledeb.

В условиях Заилийского Алатау алыча чистых насаждений не образует. В западной оконечности Заилийского Алатау в среднем течении р. Большое Ичкеле (правый приток Каракунуза) нами описаны небольшие алычевые рощи. Преобладание алычи в данном случае связано с вырубкой верхнего яруса из яблони. Например, на участке площадью в 625 м² встречено 15 пней, из которых у 8 диаметр у комлевой части составил 22—24 см, у остальных — от 10 до 15 см. Высота основного яруса 8—10 см. Подлесок почти не развит, но встречаются sol. — *Lonicera tatarica*, *Rhamnus cathartica*, *Rubus idaeus*, *Euonymus semenovii*. В травяном покрове преобладают луговые и лугово-лесные виды. Возобновление алычи удовлетворительное, главным образом семенное. Подрост имеет высоту 70—75 см.

Тутовые леса. О произрастании шелковицы *Morus alba* L. в Заилийском Алатау в ботанической литературе нет никаких сведений, хотя эта мезофильная древесная порода в западной части Заилийского Алатау встречается довольно часто и изредка образует рощи. Деревья шелковицы следует считать одичавшими. Благодаря хорошему увлажнению шелковица достигает крупных размеров и имеет могучую крону. Средняя высота дерева 10—12 м, диаметр кроны от 9 до 10.5 м.

Тутовники встречаются прерывистыми участками площадью в 0.5—0.7 га на первой пойменной террасе. Почвы аллювиально-лесные, супесчаные. Грунтовые воды на глубине 1—2 м, местами на глубине 0.5—1 м. Почвообразование протекает в условиях оптимального увлажнения. Древостой двухъярусный, среднесомкнутый (0.5). Первый ярус состоит из шелковицы, которая достигает иногда 16 м высоты и 70 см в диаметре. Для наиболее сохранившихся тутовников характерен высокий (до 6—8 м) второй древесный ярус, слагаемый в основном алычей с примесью алтайского боярышника и яблони.

В подлеске в незначительном количестве (sp.) *Lonicera tatarica*, *Rosa platyacantha*, *Salix cinerea* L. Травяной покров, общее покрытие почвы которого составляет 65—70%, включает около 30 видов, господствует коротконожка *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv. — сор.²; sp. — *Allium altissimum* Rgl., *Aegopodium podagraria*, *Leonurus turkestanicus* V. Krecz. et Kuprian., *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Cerastium falcatum*, *Asperula aparine*, *Geranium divaricatum* Ehrh., *Carex polyphylla*, *Mentha longifolia*, *Viola suavis*, *Veronica chamaedrys*, *Poa bulbosa*, *Lepydyclis holosteoides* (C. A. M.) Fisch. et Mey.; sol. — *Thalictrum collinum*, *Stachys sylvatica* L., *Mentha asiatica* Boriss., *Geum urbanum*, *Asperugo procumbens*, *Erodium oxyrrhynchum* Bieb., *Cousinia umbrosa* Bge., *Vicia tenuifolia*, *Milium effusum*, *Camelina microcarpa* Andrz.

Абрикосовые рощи и редколесья в Каракунзском лесном массиве занимают 145.9 га, из которых более 50 га представляют особую ценность для сбора плодов. Рединные абрикосовые рощи распространены на различных по крутизне склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиции с щебнистыми и каменистыми почвами на высоте от 900 до 1300 м. Древостой разреженный (сомкнутость 0.4), преимущественно двухъярусный. Первый ярус образован исключительно абрикосом, достигающим 9 м высоты и 27—30 см в диаметре. Во втором ярусе находятся более низкие деревья кавказского каркаса и клена Семенова, средняя высота которых не превышает 4—5 м. Подлесок довольно густой (0.5) sp. — *Rosa platyacantha*, *Rhamnus cathartica*, *Caragana camilli-schneideri* Kom.; sol. — *Euonymus semenovii*, *Spiraea hypericifolia*.

Мозаичное распределение почвенного покрова в абрикосниках вызывает фрагментное распределение травянистой растительности. Под кронами деревьев преобладают в основном *Impatiens parviflora* DC., *Poa pratensis*, *Vicia tenuifolia*, *Ligularia macrophylla*, *Viola suavis*, *Melica nutans* L., *Milium effusum*, все они имеют обилие sp.

На открытых участках, где имеется сравнительно мощный слой камней и щебня, произрастают *Dactylis glomerata*, *Ferula akitschkensis* B. Fedtsch., *Leonurus turkestanicus*, *Asperula aparine*, *Carex turkestanica* Rgl., *Lithospermum officinale* L., *Poa bulbosa*, *Thlaspi arvense* L., *Leontice altaica* Pall.; sol. — *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauverd, *Eremurus tianschanicus* Pazij et Vved., *Artemisia absinthium* L., *Bromus sterilis* L.; un. — *Turritis glabra* L., *Rumex paulsenianus*, *Verbascum songoricum* Schrenk, *Allium decipiens* Fisch. ex Roem., *Crambe kotschyana* Boiss.

В западной части Зайлийского Алатау, кроме описанных выше рощ-абрикосников, распространены своеобразные абрикосовые редколесья. Небольшими пятнами и полосами расположены они в нижних частях щебнисто-каменистых склонов с частыми выходами коренных пород.

Для них характерна сильная разреженность древесного яруса, сомкнутость крон обычно равна 0.1—0.2, при средней высоте деревьев 6—7 м. Кроме абрикоса, спорадично растут клен Семенова, джунгарский боярышник и одиночные деревья кавказского каркаса.

Подлесок также сильно разрежен (сомкнутость 0.1—0.2), слагается различными ксерофитными кустарниками, наиболее обычны *Rosa platyacantha*, *Spiraea hypericifolia*, *Cerasus tianschanica* Pojark., *Atraphaxis pyrifolia* Bge., *Caragana camilli-schneideri*, *Lonicera microphylla* Willd. ex Roem. et Schult., *Berberis heteropoda*, *Cotoneaster megalocarpa* M. Pop. и др.

Травяной покров вследствие щербистости поверхности чрезвычайно неоднороден. Характерно наличие ксерофильных, типично степных элементов — *Festuca sulcata* Hack., *Bromus oxyodon* Schrenk, *Origanum vulgare* L., *Poa relaxa* Ovcz., *Phleum phleoides* (L.) Simk., *Echinops chantavicus* Trautv., *Dipsacus azureus* Schrenk, *Lavatera thuringiaca* L., *Dictamnus angustifolius* G. Don, *Carex melanostachya* Bieb., *Eremurus robustus*, *Allium fetissovii* Rgl., *Centaurea ruthenica* Lam., *Artemisia santolinifolia* Turcz. Постоянно встречаются и некоторые камнелюбы, приуроченные к щербистому субстрату: *Sedum hybridum* L., *Patrinia intermedia* (Horn.) Roem. et Schult., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Cicer songoricum* Steph. ex DC., *Cousinia umbrosa* и пр. Кроме того, в сложении травостоя широкое участие принимают некоторые эфемероиды, особенно *Corydalis glaucescens* Rgl., *Tulipa kolpakovskiana* Rgl., *T. ostrovskiana* Rgl., *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem. et Schult., *Poa bulbosa*, *Leontice altaica* и эфемеры *Thlaspi perfoliatum* L., *Papaver pavoninum* Schrenk, *Veronica cardiocarpa* (Kar. et Kir.) Walp., *Alyssum desertorum* Stapf.

В западной оконечности Заилийского Алатау наиболее широко распространены ксерофитные каркасовые редколесья (Винтерголлер, 1964). Они занимают площадь около 500 га, т. е. 45,3% от всей площади лесов Каракунuzского массива. Эти редколесья по размерам занимаемой площади и сохранности являются уникальными и, вероятно, единственными не только в Казахстане, но и во всей Средней Азии.

Кавказский каркас образует как чистые, так и смешанные редколесья. Кроме каркаса, в редколесьях часто встречаются единичные деревья клена Семенова, абрикоса, яблони, реже — джунгарский боярышник и алыча. Сомкнутость крон от 0,1 до 0,5. Подлесок из кустарников выражен слабо, в нем обычны *Rosa platyacantha*, *Spiraea hypericifolia* и *Lonicera tatarica*. Гораздо реже встречаются *Cerasus tianschanica* Pojark., *Lonicera microphylla*, *Atraphaxis pyrifolia*, единичны *Rhamnus cathartica*, *Rubus idaeus* и др.

В травяном покрове встречается около 110 видов растений, но наиболее характерны *Asperula aparine*, *Impatiens parviflora*, *Geranium transversale* (Kar. et Kir.) Vved., *Carex turkestanica*, *Potentilla soongorica* Bge., *Salvia sclarea* L., а из высокотравья — *Ferula karataviensis* (Rgl. et Schmalh.) Korov., *Rumex paulsenianus*, *Inula grandis* Schrenk, *Crambe kotschyana*, *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss., *Artemisia absinthium*, *Eremurus tianschanicus*. Из злаков характерны *Melica nutans*, *Bromus sterilis*, *Phleum phleoides*, *Milium effusum*, *Poa pratensis*, *Andropogon ischaetum* L., *Agropyron aucheri* Boiss. В сложении травостоя широкое участие принимают и некоторые эфемероиды, особенно *Poa bulbosa*, *Tulipa kolpakovskiana*, *T. ostrovskiana*, *Ixiolirion tataricum*, *Leontice altaica* и эфемеры *Hordeum crinitum* (Schrenk) Desf., *Bromus japonicus* Thunb., *Thlaspi perfoliatum*, *Papaver pavoninum*, *Veronica cardiocarpa* и др. Мхи и лишайники встречаются лишь на крупных камнях и изредка на пнях старых деревьев и стволах каркаса.

Интересно отметить нахождение в западной оконечности Заилийского Алатау дикорастущего винограда. Его местопроизрастание в ущелье р. Западное Дженишке было подробно описано В. П. Голоскоковым (1964), виноград густо обвивает деревья каркаса, клена Семенова, яблони, боярышника, а также различные кустарники, образуя на небольшом участке сплошь перелитые заросли; здесь виноград никогда не подмерзает и ежегодно плодоносит.

Кленовые рощи и редколесья из клена Семенова занимают площадь около 85 га. Древостои клена Семенова не производят впечатления леса. Это скорее всего кустарникоподобные заросли и редколесья. Сообщества клена часто несформированы, в них почти нет лесных видов. Совместно с кленом обычно произрастают яблоня Сиверса, алтайский и джунгарский боярышники, абрикос и кавказский каркас. В яблоневых лесах и отчасти в абрикосниках клен вместе с другими деревьями нередко образует второй ярус. Из кустарников для кленовых рощ наибо-

лее характерны *Rosa platyacantha*, *Berberis heteropoda*, *Spiraea hypericifolia*, *Lonicera microphylla*, *L. tatarica*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Euonymus semenovii* и др.

Травяной покров кленовых рощ довольно пестрый и по видовому составу беден. Значительную роль в его сложении играет мезофильное разнотравье — *Dactylis glomerata*, *Eremurus robustus*, *Poa pratensis*, *Milium effusum*, *Scaligeria setacea*, *Aconitum leucostomum*, *Impatiens parviflora*, *Urtica dioica*, *Artemisia vulgaris* L. и др.

Леса Каракунuzского лесного массива выполняют важную водоохранно-защитную роль. Они защищают берега рек и горные склоны от смыва и размыва почвы, улучшают режим грунтовых вод, обеспечивают постоянное водоснабжение предгорных орошаемых территорий. Исключительно велико и хозяйственное значение произрастающих здесь дикорастущих плодовых пород — яблони, абрикоса (урюка), алычи и др., определяющее общее направление хозяйства в Каракунuzском лесном массиве — сохранение и расширение плодовых насаждений.

Ассортимент древесных и кустарниковых пород, предназначенный для обогащения лесов Каракунuzского массива, невелик. В настоящее время большие площади массива заняты под культуру абрикоса, грецкого ореха *Juglans regia* L., дуба *Quercus robur* L., вяза *Ulmus laevis* Pall. и *U. pinnato-ramosa* Dieck ex Koehe, тополя *Populus alba* L. Для повышения общей продуктивности лесов Каракунuzского лесного массива нами рекомендуются некоторые древесные породы Кавказа и Средней Азии, способные успешно произрастать в условиях западной части Заилийского Алатау.

1. *Crataegus pontica* C. Koch — боярышник понтийский. Заслуживает самого серьезного внимания плодоводов и лесоводов при закладке садов на склонах без орошения. Это невысокое (6—8 м) дерево, обитающее на сухих каменистых склонах гор Кавказа (Восточное Закавказье), Средней Азии (Копет-Даг, Памиро-Алай, Западный Тянь-Шань), Северного Ирана и Турции. Обладает большой засухоустойчивостью, весьма декоративен и имеет довольно крупные мясистые и вкусные плоды. Вполне может произрастать среди каркасовых и абрикосовых редколесий, а также использоваться для закрепления весьма широко распространенных в западной части Заилийского Алатау каменистых склонов.

2. *Pyrus elaeagrifolia* Pall. — груша лохолистная. Так же, как и груша Регеля, она образует в горах Средней Азии и Южного Казахстана естественные грушевые редколесья и замечательна тем, что обладает высокой засухоустойчивостью и хорошо растет на каменистых и сухих почвах, вполне морозоустойчива, переносит морозы до 23—30°. Может быть использована в культуре для уплотнения разреженных каркасников а также как подвой для некоторых сортов культурных груш.

3. *Pyrus oxuprion* Woron. — груша остропиличатая. Среди всех видов груш выделяется как наиболее ксерофитизированный вид. Распространена на Кавказе и в восточной части Малой Азии, где входит в состав редколесий различных древесных пород. Произрастает на сухих каменистых склонах. Перспективна как подвой для прививки культурной груши, а также пригодна для закрепления каменистых горных склонов.

4. *Quercus araxina* (Trautv.) Grossh. — дуб араксинский. Резко отличается от многих других видов дубов своей засухоустойчивостью. Произрастает в Южном Закавказье на сухих каменистых склонах. Представляет особый интерес для облесения открытых каменистых склонов и для уплотнения древостоев редколесий из кавказского каркаса и некоторых редколесий абрикоса в западной части Заилийского Алатау.

5. *Quercus pubescens* Willd. — дуб пушистый. Широко распространен в Южном Крыму, на Кавказе и в горах Малой Азии. Произрастает исключительно на южных склонах с сухими скелетными почвами. Очень засухоустойчив, нетребователен к почве и поэтому представляет интерес для облесения сухих склонов с каменистой почвой и для уплотнения древостоев каркасовых редколесий.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь И. Х. (1937). Геоботанический очерк западной оконечности Заилийского Алатау и Чу-Илийских гор. — Винтерголлер Б. А. (1964). Каркастики западной оконечности Заилийского Алатау. В сб.: Интродукция растений и озеленение городов. Тр. ботанических садов, 8. — Выходцев И. В. (1956). Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). — Голосков В. П. (1964). Дикорастущий виноград в Заилийском Алатау. Бот. журн., 5. — Джангалиев А. Д. и др. (1965). Распространение диких плодовых зарослей в горах Заилийского и Джунгарского Алатау и выбор участков под промышленные сады. ИАН КазССР, сер. биол. наук, 3.

Центральный ботанический сад
Академии наук
Казахской ССР,
Алма-Ата.

(Получено 23 XII 1968).

УДК 582.632 : 581.526.42 (471.67)

П. Л. Львов

БЕРЕЗНЯКИ ВНУТРИГОРНОГО ИЗВЕСТНЯКОВОГО ДАГЕСТАНА

P. L. L J V O V. BIRCH FORESTS OF THE INNER LIMESTONE MONTANE REGIONS
OF DAGESTAN

В статье описываются выделенные ассоциации березняков внутригорного известнякового Дагестана, лесообразующей породой которых является *Betula pendula*, реже *B. litwinowii* или *B. raddeana*. Показано сходство и различие с березняками высокогорного сланцевого Дагестана.

Фитоценоотические описания березняков внутригорного известнякового Дагестана почти отсутствуют. Лишь в работе А. А. Гроссгейма (1925) находим сведения о березовых лесах Гунибского плато. Более детальные геоботанические описания березняков высокогорного сланцевого и отчасти внешнего предгорного Дагестана приводятся И. И. Тумаджановым (1938), П. Л. Львовым (1964, 1965, 1969а, б) и К. Ю. Абачевым (1967).

Внутригорный известняковый Дагестан, образованный меловыми и юрскими известняками, изолирован от внешнего предгорного и высокогорного сланцевого Дагестана высокими хребтами. Рельеф сильно расчлененный, климат сухой, континентальный, осадков выпадает 350—650 мм; средняя годовая температура от +6.1 до 6.8°; средняя январская от —4.9 до —5.9°; почвы каменистые.

Вследствие сухости климата, резкой расчлененности рельефа и каменистости почв в растительном покрове преобладает своеобразная нагорноксерофитная, горностепная и горнолуговая растительность. Местами сохранились сосновые и березовые леса. Здесь отсутствуют рододендроновые березняки, букняки, черничники и водяничники, характерные для высокогорного сланцевого Дагестана (Львов, 1969б).

В отличие от высокогорного сланцевого Дагестана, где верхнюю границу леса образуют коренные субальпийские березняки из *Betula litwinowii* А. Doluch., в известняковом верхнюю границу леса одних хребтов заканчивают сосняки, других — производные березняки из *Betula pendula* Roth, реже *B. litwinowii* или *B. raddeana* Trautv.

Формируются березняки на северных склонах перегнойно-карбонатных, горнолесных, горнолуговых почвах, подстилаемых известняками, на высоте 1300—2300 м над ур. м. Среди березняков преобладают молодые жердняки, встречаются и старые насаждения, иногда паркового типа.

В сложении древостоя принимают участие *Betula pendula*, *B. litwinowii*, *B. raddeana*, а из других пород — *Pinus sosnowskyi* Nakai, *Carpinus caucasicus* Grossh., *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L., *Tilia cordata* Mill.

Подлесок разомкнутый, в составе кустарников *Juniperus oblonga* M. B., *Lonicera caucasica* Pall., *L. xylosteum* L., *Rosa oxyodon* Boiss., *Berberis vulgaris* L., *Cotoneaster multiflora* Bge., *C. racemiflora* (Desf.) Koch.

Euonymus verrucosa Scop. Травянистый покров березовых и сосновых лесов Нагорного Дагестана, как отмечал еще Н. И. Кузнецов (1910), «Состоит из элементов чисто лесных, дающих основание полагать, что это реликты прежней, более мощной лесной флоры Дагестана, из элементов степей, нагорноксерофитных, элементов скал и субальпийских лугов».

При этом на нижних высотах в старых березовых лесах преобладают лесные растения, нередко виды широколиственных лесов, а в верхних частях хребтов, в молодых жердняках и парковых березняках преобладают лесо-луговые виды и элементы субальпийских лугов. Что же касается нагорноксерофитных элементов, то они в березовых лесах отсутствуют.

Среди березовых лесов известнякового Дагестана распространены смешанные или сложные березняки и встречаются чистые березняки.

Смешанные березняки впервые описаны А. А. Гроссгеймом (1925) на Гунибском плато. Он приводит описание трех ассоциаций: 1) березняк с моховым покровом, 2) березняк с доминированием орляка и 3) березняк с доминированием элементов субальпийских лугов. В составе древостоя и кустарников выделенных ассоциаций Гроссгейм называет *Betula verrucosa* Ehrh., *B. raddeana* Trautv., *Tilia* sp., *Carpinus betulus* L., *Pyrus communis* L., *Cotoneaster integerrima* Medic., *Rosa* ssp. Им приведен также видовой состав травостоя, выделены типичные лесные и луговые элементы описываемых ассоциаций березняков.

Сходные смешанные разнотравные березняки описаны нами в окрестностях селения Ашилты Унцукульского района. Расположены они на северном склоне по соседству с орляково-зеленомошным сосняком на высоте 1500—1900 м над ур. м. (Львов, 1969б). По мере поднятия к вершине гребня здесь можно видеть переход орляково-зеленомошного сосняка в смешанный разнотравный березняк.

Лесообразующей породой является береза Литвинова 4—5 м высоты при диаметре 4—6 см; сомкнутость крон 0.5—0.6, бонитет V. В виде примеси наблюдаются береза поникшая (H=4; D=5), сосна (H=6; D=8), граб (H=3; D=3), рябина (H=4; D=6), единично *Tilia cordata*, *Quercus petraea* Liebl.

В напочвенном покрове куртины мхов: *Dicranum scoparium* (L.) Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Покров травяного яруса 60%. Доминанты — *Rubus saxatilis* L., *Carex silvatica* Huds. С отметкой sp.—sol. записаны *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Bromus benekenii* (Lange) Trimen, *Poa nemoralis* L., *Vicia truncatula* M. B., *Viola montana* L., *Valeriana tiliiifolia* Troitzky, *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *P. glaberrimum* C. Koch, *Salvia verticillata* L., *Thalictrum foetidum* L., *Bupleurum polyphyllum* Ledeb., *Origanum vulgare* L., *Primula macrocalyx* Bge., *Laser trilobum* (Jacq.) Borkh., *Centaurea salicifolia* M. B., *Linum hypericifolium* Salisb., *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Solidago virgaurea* L., *Aster amelloides* Bess., *Betonica officinalis* L., *Fragaria viridis* Duch., *Platanthera chlorantha* Gust., *Centaurea fischeri* Willd.

Сравнение состава травостоя характеризуемого березняка с травостоем орляково-зеленомошного сосняка показывает, что он в основном сходен.

Большие площади заняты смешанными разнотравными березняками у хутора Тума-Кукуй (Араканский большой лес) Унцукульского района. Приурочены они к перегнойно-карбонатным почвам северных склонов различной крутизны, начиная с 1300 и до 1960 м над ур. м. Основу древостоя составляет береза поникшая, ее стволы достигают 25 м высоты при диаметре 40—60 см, сомкнутость крон 0.7, бонитет II. Единично к березе примешиваются деревца сосны, граба кавказского, рябины обыкновенной, липы широколиственной, груши кавказской, пвы козьей.

В видовом составе кустарников встречаются *Juniperus oblonga*, *Rosa oxyodon*, *R. spinosissima* L., *Lonicera xylosteum* L., *Crataegus kyrtostyla* Fing., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Cotoneaster mejeri* Pojark., *Rhamnus cathartica* L.

В хорошо развитом травянистом покрове (покрытие 70—90%) наблюдаются лесные растения, нередко виды широколиственных лесов — *Valeriana tiliifolia*, *Salvia glutinosa* L., *Allium victorialis* L., *Vicia truncatula*, *Geranium robertianum* L., *Polygonatum glaberrimum*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Poa nemoralis*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea* L., *Viola montana*, *Anthriscus nemorosa* (M. B.) Spreng., *Aquilegia olympica* Boiss., *Polypodium vulgare* L. и менее обильно виды субальпийских лугов (*Astrantia maxima* Pall., *Anemone fasciculata* L., *Pyrethrum roseum* M. B., *Linum hypericifolium* Salisb., *Thalictrum foetidum*, *Inula orientalis* Lam., *Galega orientalis* Lam., *Heracleum* sp.).

В смешанном разнотравном березняке выделены ассоциации: *Betula pendula*—*Valeriana tiliifolia*: *Betula pendula*—*Allium victorialis*; *Betula pendula*—*Juniperus oblonga* mixtoherbosa.

Первые две ассоциации приурочены к влажным понижениям. К доминантам примешиваются *Dryopteris filix-mas*, *Lamium album*, *Senecio lapsanoides* DC., *Poa nemoralis*, *Symphytum asperum* Lepech., *Salvia glutinosa*, *Thalictrum foetidum*, *Stellaria holostea*, *Heracleum* sp. и др.

Ассоциация *Betula pendula*—*Juniperus oblonga*. Приурочена к сухим выпуклым склонам. Стволы березы достигают до 25 м высоты и 30—40 см в диаметре; сомкнутость крон 0.5—0.6, бонитет II. В составе древостоя, кроме березы, единично сосна, граб, ива.

В кустарниковом ярусе преобладает можжевельник продолговатый, к нему примешиваются *Berberis vulgaris*, *Lonicera xylosteum*, *Rosa spinosissima* L.

Травяной ярус развит хорошо, проективное покрытие достигает 100%. С отметкой sp.—sol. записаны *Poa pratensis* L., *Bromus benekenii* (Lange) Trimen, *Trifolium alpestre* L., *Rubus saxatilis*, *Betonica grandiflora*, *Pyrethrum roseum*, *Aconitum orientale* Mill., *Salvia glutinosa*, *Primula macrocalyx*, *Valeriana tiliifolia*, *Vicia truncatula*, *Anthriscus nemorosa* и др.

Чистые березняки приурочены к горнолуговым и перегнойно-карбонатным почвам верхних частей горных хребтов (1800—2300 м). Древостой чистые, иногда с незначительной примесью других пород. Их основу составляет *Betula pendula*, *B. litwinowii*, *B. raddeana*.

По своей структуре эти березняки подразделяются на молодые жердники с тонкими стволами и сомкнутыми кронами (преобладают) и на старые парковые редколесья с толстыми стволами березы (редко).

Травостой развит хорошо, проективное покрытие 100%. Его основу составляют виды субальпийских лугов, встречаются и лесные виды, при этом в некоторых ассоциациях они доминируют, местами наблюдаются куртины мхов с *Pyrola rotundifolia* L. и *Ramischia secunda* (L.) Garcke. Первые описываются также березняки с доминированием в травостое *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. и *Dryas caucasica* Juz.

Выделены следующие ассоциации:

1. Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — моховый покров;
2. Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — *Rubus saxatilis*;
3. Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — subalpoherbosa;
4. Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — *Allium victorialis*+*Anemone fasciculata*;
5. Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — *Dryas caucasica*;
6. Ассоциация *Betula raddeana* (*B. litwinowii*) — *Arctostaphylos uva-ursi*+*Dryas caucasica*;
7. Ассоциация *Betula pendula* — *Valeriana alliariifolia*;
8. Ассоциация *Betula litwinowii* — *Pyrethrum roseum*.

Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — моховой покров. Участки березняка с выраженным моховым покровом можно наблюдать в массиве молодого березового леса, занимающего большие площади в окрестностях хутора Тара-Тул Меер, между селениями Аркас—Ара-

каны. Березовые леса формируются на перегнойно-карбонатных и лугово-лесных почвах северных склонов крутизной 35—40°, на высоте 1800—2100 м над ур. м. Древостой образован *Betula pendula* с примесью *B. litwinowii*. Изредка встречаются деревца сосны, рябины обыкновенной, ивы козьей.

Из кустарников редко встречаются *Lonicera xylosteum*, *Rosa oxyodon*, *Cotoneaster melanocarpa*, *C. racemiflora*.

Травостой хорошо развит, преобладают элементы субальпийских лугов, но встречаются лесные виды и спутники сосны. В этом массиве леса выявлены и описаны разнообразные ассоциации производных березняков, возникших на месте соснового леса. В березняке с выраженным моховым покровом стволы березы поникшей достигают 6 м высоты при диаметре 5—6 см, сомкнутость крон 0.7, бонитет V.

Единично на пробной площади растут деревца сосны до 6 м высоты и 10 см в диаметре и кусты ивы козьей до 4 м высоты. Кустарники отсутствуют.

Поверхность почвы покрыта почти сплошным слоем мхов: *Dicranum scoparium* Hedw. (cop.), *Mnium spinosum* Schwaegr., *Anomodon longifolius* (Schleich.) Bruch. Кроме мхов, отмечены такие спутники сосны, как *Ramischia secunda*, *Pyrola rotundifolia* и виды тенистых лесов *Carallorhiza trifida* Chatel. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. С отметкой сор. записаны *Rubus saxatilis*, *Astrantia biebersteinii*, *Galium valantioides* M. B., менее обильно (sp.—sol.) представлены *Vicia truncatula*, *Hieracium umbellatum* L., *Primula macrocalyx*, *Anemone fasciculata* L., *Linum hypericifolium*, *Melampyrum arvense* L., *Allium victorialis*, *Pyrethrum roseum*, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Calamagrostis arundinacea*, *Valeriana tiliifolia*.

Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — *Rubus saxatilis*. Эта ассоциация сходна с предыдущей, но отличается от нее отсутствием напочвенного мохового покрова, куртины мхов встречаются редко. Основу древостоя составляют *Betula pendula* и *B. Litwinowii* с сомкнутостью крон 0.6—0.7. Единично представлены рябина обыкновенная, ива козья, а из кустарников — *Cotoneaster racemiflora*.

Видимо, в связи с деградацией мохового покрова доминирует в травостое костяника. Из других видов отметим *Ramischia secunda*, *Calamagrostis arundinacea*, *Valeriana tiliifolia*, *Orobancha* sp., *Vicia truncatula*, *V. balansae* Boiss., *Viola montana*, *Galium valantioides*, *Fragaria vesca*, *Primula macrocalyx*, *Galium boreale* L., *Anemone fasciculata*, *Ranunculus caucasicus* M. B., *Pyrethrum roseum*, *P. carneum* M. B., *Betonica grandiflora* DC., *Geranium depilatum* (Somm. et Lev.) Grossh., *Orob. cyaneus* Stev., *Anemone silvestris* L., *Polygonatum glaberrimum*.

Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — subalpoherbosa. По мере дальнейшего изреживания березняков (вследствие рубки) и олуговения почвы в составе травостоя усиливается роль субальпийских луговых растений. В настоящее время в описываемом массиве березового леса большие площади заняты молодыми березняками с густым и высоким травостоем.

В древостое береза поникшая и береза Литвинова. Их стволы 4—6 м высоты при диаметре 5—7 см. Изредка встречаются более старые березы, до 18 м высоты и 35—40 см в диаметре; сомкнутость крон 0.5—0.6, бонитет V. Местами к березе примешиваются деревца сосны и рябины обыкновенной. Из кустарников единично наблюдаются *Rosa oxyodon* и *Cotoneaster multiflora*. Травяной покров густой, высокий, проективное покрытие 100%. В видовом составе из злаков — *Calamagrostis arundinacea*, *C. caucasica* Trin., *Dactylis glomerata* L., *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Festuca varia* Haenke, *Koeleria caucasica* Trin. ex Domin, *Bromus variegatus* M. B., *Phleum phleoides* (L.) Simonk. Разнотравье представлено *Anemone fasciculata*, *Betonica grandiflora*, *Pyrethrum roseum*, *Linum hypericifolium*, *L. nervosum* L., *Aconitum nasutum* Fisch., *Delphinium speciosum* M. B., *Asyneuma campanuloides* (M. B.) D. Sosn., *Dracocephalum austriacum* L., *Ranunculus caucasicus*, *Filipendula hexapetala* Gilib., *Bup-*

leorum polyphyllum Ledeb., *Alectorolophus minor* (Ehrh.) Dum., *Lilium monadelphum* M. B., *Vicia truncatula*, *V. balansae*, *V. grossheimii* Ekvtim., *Campanula trautvetteri* Grossh., *Gymnadenia conopsea*, *Rubus saxatilis*, *Primula macrocalyx*, *Thalictrum foetidum*, *Inula orientalis*, *Galium valantoides*, *Polygala caucasica* Rupr., *Campanula ochroleuca* Kem.-Nath., *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun., *Trifolium ambiguum* M. B., *Nonnea alpestris* (Stev.) D. Sosn., *Libanotis transcaucasica* B. Schischk.

Таким образом, данная ассоциация отличается от двух предыдущих отсутствием мохового покрова, уменьшением роли лесных и увеличением участия лугово-лесных видов, в особенности видов субальпийского злаково-разнотравного луга. Сравнение показывает, что этот березняк близок по флористическому составу к субальпийско-разнотравным березнякам высокогорно-сланцевого Дагестана (Львов, 1969а).

Ассоциация *Betula pendula* (*B. litwinowii*) — *Allium victorialis* + *Anemone fasciculata*. Формируется на влажных понижениях северных склонов горы Байор между селениями Аркас—Араканы, на высоте 1900 м. Очень густой молодой березняк образован березой поникшей и березой Литвинова со стволами до 3—4 м высотой и 5—6 см в диаметре и сомкнутостью крон 0.7—0.8, бонитет Va. Единично к березе примешивается ива козья. Кустарники отсутствуют. В видовом составе сомкнутого травостоя доминируют *Allium victorialis* и *Anemone fasciculata*. С меньшим обилием (sp.-sol.) встречаются *Ligularia renifolia* (C. A. Mey.) DC., *Senecio lapsanoides*, *S. amphibolus* C. Koch, *Valeriana tiliifolia*, *Vicia balansae*, *Hesperis matronalis* L., *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Gymnadenia conopsea*, *Orobus cyaneus*, *Viola montana*, *Primula macrocalyx*, *P. amoena* M. B., *P. cordifolia* Rupr., *Inula orientalis*, *Astrantia biebersteinii*, *Alchimilla* sp., *Pyrethrum roseum*, *Ranunculus caucasicus*, *Lisymachia vulgaris* L., *Geranium platypetalum* Fisch. et Mey. ex Hohen.

Ассоциация *Betula pendula* — *Dryas caucasica*. Приурочена к щебнистым задерненным северным склонам горы Байор между селениями Аркас—Араканы; высота 1900 м над ур. м. Древостой образован березой поникшей, ее стволы 3—4 м высоты при диаметре 4—5 см; сомкнутость крон 0.5. Изредка встречаются сосна и ива козья. Из кустарников — *Rosa oxyodon*.

В травостое выделяются куртины *Dryas caucasica* с характерными листьями. Записаны также *Betonica grandiflora*, *Astrantia biebersteinii*, *Vicia truncatula*, *Galium valantoides*, *Valeriana tiliifolia*, *Rubus saxatilis*, *Thalictrum foetidum*, *Senecio lapsanoides*, *Fragaria vesca*, *Orchis militaris* L., *Aconitum orientale*, *Carex silvatica*, *Linum hypericifolium*, *Pyrethrum roseum*, *Ranunculus caucasicus*, *Pulsatilla albana* (Stev.) Bercht. et Presl.

Ассоциация *Betula raddeana* — *Arctostaphylos uva-ursi* + *Dryas caucasica*. Эта интересная ассоциация описана в окрестностях селения Анди Ботлихского района на высоте 2300 м над ур. м. Прилегающие к селению луга и березовое мелколесье усиленно выпасаются, кроме того, березняки систематически вырубаются на топливо и веники. Поэтому деревца березы Радде едва достигают 2—3 м высоты, сомкнутость крон 0.5.

На почве выделяется подушка мхов *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) B. S. G., *Mnium spinosum* Schwaegr.

В кустарничково-травяном покрове доминируют *Arctostaphylos uva-ursi* и *Dryas caucasica*. Толочнянка широко распространена по опушкам и травянистым склонам (впервые она наблюдалась нами на безлесных склонах Андийского хребта в районе оз. Кезенойам еще в 1951 г.); это новое растение для Дагестана (Львов, 1966 г.).

В травяном покрове произрастают *Pyrola media* Sw., *Primula ruprechtii* Kusn., *Vicia balansae*, *Galium boreale*, *G. verum* L., *G. valantoides*, *Viola caucasica* Kolenati ex Rupr., *Bromus variegatus*, *Valeriana alliariifolia* Adam, *Ranunculus caucasicus*, *Astrantia biebersteinii*, *Linum hypericifolium*, *Bupleurum polyphyllum*, *Gymnadenia conopsea*, *Inula orientalis*.

Ассоциация *Betula pendula* — *Valeriana alliariifolia*. Эта ассоциация березового густого и тенистого леса описана А. А. Гроссгеймом (1925) на Гунибском плато. В травяном покрове доминируют *Valeriana alliariifolia* и *Pyrethrum roseum*, а субдоминантом является *Primula macrocalyx*. Приведены также *Bromus variegatus*, *Galium vailantii* DC., *Vicia truncatula*, *Alchimilla* sp., *Campanula collina* M. B., *Ranunculus caucasicus*, *Rubus saxatilis*, *Cynanchum scandens* (S. et L.) Kusn., *Myosotis silvatica* Hoffm., *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv., *Senecio lapsanoides*, *Thalictrum foetidum*, *Veronica gentianoides* Vahl, *Linum nervosum*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Ассоциация *Betula litwinowii* — *Pyrethrum roseum*. Описание березняка паркового типа с субальпийским разнотравьем произведено в урочище Тума-Кукуй (Араканский большой лес) Унцукульского района.

Березовое редколесье приурочено к горно-луговым почвам северного склона крутизной 10—15°, высота 1800—1960 м над ур. м. Деревья березы Литвинова растут одиночно и группами с сомкнутостью крон 0.1—0.2. Стволы березы 12—15 м высоты при диаметре 34—40 см. Подлесок не выражен. Единично встречаются *Juniperus oblonga*, *Salix caprea*, *Rosa oxyodon*.

Травостой развит хорошо, проективное покрытие 100%. *Pyrethrum roseum* образует фон. Из многочисленных других видов назовем *Bromus variegatus*, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Bess., *Calamagrostis arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium alpestre* L., *T. ambiguum* M. B., *T. pratense* L., *Lotus caucasicus* Kuprian., *Lilium monadelphum*, *Dracocephalum austriacum*, *Thalictrum foetidum*, *Geranium sanguineum* L., *Inula orientalis*, *Filipendula hexapetala*, *Carum carvi* L., *Linum hypericifolium*, *Anemone fasciculata*, *Primula macrocalyx*, *P. amoena*, *Rubus saxatilis*, *Salvia verticillata*, *Galium valantioides*, *G. vailantii* DC., *Fragaria viridis* Duchartre, *Polygonatum verticillatum*, *Ranunculus caucasicus*, *Veronica gentianoides* Vahl, *Orobus cyaneus*.

Таким образом, выявлены и описаны разнообразные ассоциации березняков внутригорного известнякового Дагестана. Относительно полно установлен видовой состав деревьев, кустарников и травяного покрова выделенных ассоциаций.

Видовой состав травостоя пестрый, он включает лесные и субальпийские элементы. В смешанных березняках на нижних высотах в травостое преобладают лесные виды, среди них наблюдаются элементы широколиственных лесов (*Salvia glutinosa*, *Valeriana tiliifolia*, *Allium victorialis*, *Polygonatum glaberrimum*, *Geranium robertianum*, *Dryopteris filix-mas*). Это указывает на более широкое распространение широколиственных лесов в прошлом.

В верхних частях хребтов в травостое молодых жердняков и в старых парковых редколесьях преобладают виды лугово-лесные, в особенности виды субальпийского злаково-разнотравного луга, и в этом они сходны с субальпийскими коренными разнотравными березняками высокогорного сланцевого Дагестана.

В известняковом Дагестане верхнюю границу леса одних хребтов заканчивают сосняки, других — березняки. Лесообразующей породой является *Betula pendula*, реже *B. litwinowii* или *B. raddeana*. В высокогорном сланцевом Дагестане пояс сосны сменяется с высоты 2300 м коренными березняками, образованными *Betula litwinowii*, а они в свою очередь сменяются родоретами.

В отличие от высокогорного сланцевого Дагестана, в известняковом отсутствуют березняки с *Rhododendron caucasicum* Pall., *Acer trautvetter* Medw., *Fagus orientalis* Lipsky, *Rhododendron luteum* Sweet, *Daphne glomerata* Lam., *D. mezereum* L., *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella* L., *Listera cordata* (L.) R. Br.

Эти различия связаны с региональными особенностями известнякового Дагестана (сухостью климата, иным литологическим составом материнских пород).

Березняки известнякового Дагестана представляют определенный научный интерес (наличие ассоциаций с доминированием или примесью *Betula raddeana*, с доминированием в травостое *Arctostaphylos uva-ursi*, *Dryas caucasica*) и играют важную роль в предохранении почв от эрозионных процессов. Поэтому они должны охраняться от чрезмерных рубок.

ЛИТЕРАТУРА

Абачев К. Ю. (1967). К характеристике березовых лесов юго-восточного Дагестана. Сб. научных сообщений (по естеств. и технич. наукам), II. — Гроссгейм А. А. (1925). Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 46, 6—7. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1965). Лесная и кустарниковая растительность высокогорного Дагестана. — Львов П. Л. (1969а). Субальпийские березняки высокогорного сланцевого Дагестана. Бот. журн., 54, 1. — Львов П. Л. (1969б). К характеристике сосняков известнякового Дагестана. Сб. научных сообщений Дагестанского отд. ВБО — Тумаджанов И. И. (1938). Леса Горной Тушетии. Тр. Тбилисс. бот. инст. ГрузФАН СССР, 1.

Дагестанский государственный университет
имени В. И. Ленина,
г. Махачкала.

(Получено 8 III 1970).

УДК 576.312.3 : 582.57

Л. И. Свешникова

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РОДА *GALANTHUS* L. II СООБЩЕНИЕ, СЕКЦИЯ *VIRIDIFOLII*

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

L. I. SVESHNIKOVA. A COMPARATIVE-KARYOLOGICAL INVESTIGATION
OF THE GENUS *GALANTHUS* L. II. SECTION *VIRIDIFOLII*

Изучались морфология и размеры хромосом 17 видов рода *Galanthus*. Кариотипы гаплоидных наборов разных видов сходны между собой по числу и форме больших, средних и маленьких хромосом. Виды секций отличаются друг от друга по числу хромосом (24, 36, 72, по положению центромера у неравноплечих хромосом набора, по месту спутничных хромосом, по размерам спутника.

Из анализа данных, изложенных в I и II сообщениях, делается вывод о роли полиплоидии, гибридизации и перестроек хромосом в эволюции рода. Материалы сравнительно-кариологических исследований подтверждают результаты систематической обработки рода *Galanthus* З. Т. Артюшенко.

В предыдущей работе (Свешникова, 1971) нами были рассмотрены кариотипические особенности европейских видов рода *Galanthus*, объединенных З. Т. Артюшенко в секцию *Galanthus* (Артюшенко, 1966, 1967). Было отмечено, что виды секции *Galanthus* имеют очень сходный кариотип и отличаются друг от друга по положению центромера у неравноплечих хромосом набора, по месту спутничной хромосомы в наборе и по форме спутника. Кариотипические особенности видов позволяют различать в этой секции три группы. Две из них соответствуют группам, выделенным по анатомо-морфологическим признакам. Третья группа выделена нами из первой группы в самостоятельную, так как виды этой группы имеют кариотипы, отличающиеся от кариотипов первой группы.

Кариотип типового вида секции *G. nivalis* имеет следующий состав хромосом диплоидного набора: две пары больших равноплечих хромосом

длиной 21 и 19 мк с индексом 1.0; семь пар неравноплечих хромосом длиной от 13.8 до 8.0 мк с индексом ~ 3.0 у третьей—седьмой пар, с индексом 2.0 у восьмой пары и с индексом 6.0 у девятой спутничной пары хромосом (спутник маленький шаровидный, на короткой нити); три пары равноплечих хромосом длиной 6.4—4.8 мк с индексом 1.1.

Настоящее сообщение посвящено исследованию морфологии хромосом кавказско-малоазийских подснежников (секции *Viridifolii*).

Для исследования числа и морфологии хромосом в меристеме корня применялась методика давленных препаратов с использованием фиксатора Батталия (Battaglia, 1957) и предварительной обработкой кончиков корней 0.2%-м раствором колхицина в течение 5 час. Подробная методика изменений описана в I сообщении (Свешникова, 1971). При описании кариотипов различных видов секции *Viridifolii* приводятся: а) число хромосом; б) длина хромосом в мк; в) индекс, представляющий отношение большего плеча к меньшему и характеризующий положение центромера; г) указываются размер спутников и вторичные перетяжки. Принятые обозначения: образец 1, 2, 3, и т. д. — образцы из разных мест обитания; к. н. — коллекционный номер; В — добавочная хромосома, природа которой не устанавливалась.

Результаты исследований

Секция *Viridifolii* Kem.-Nath.

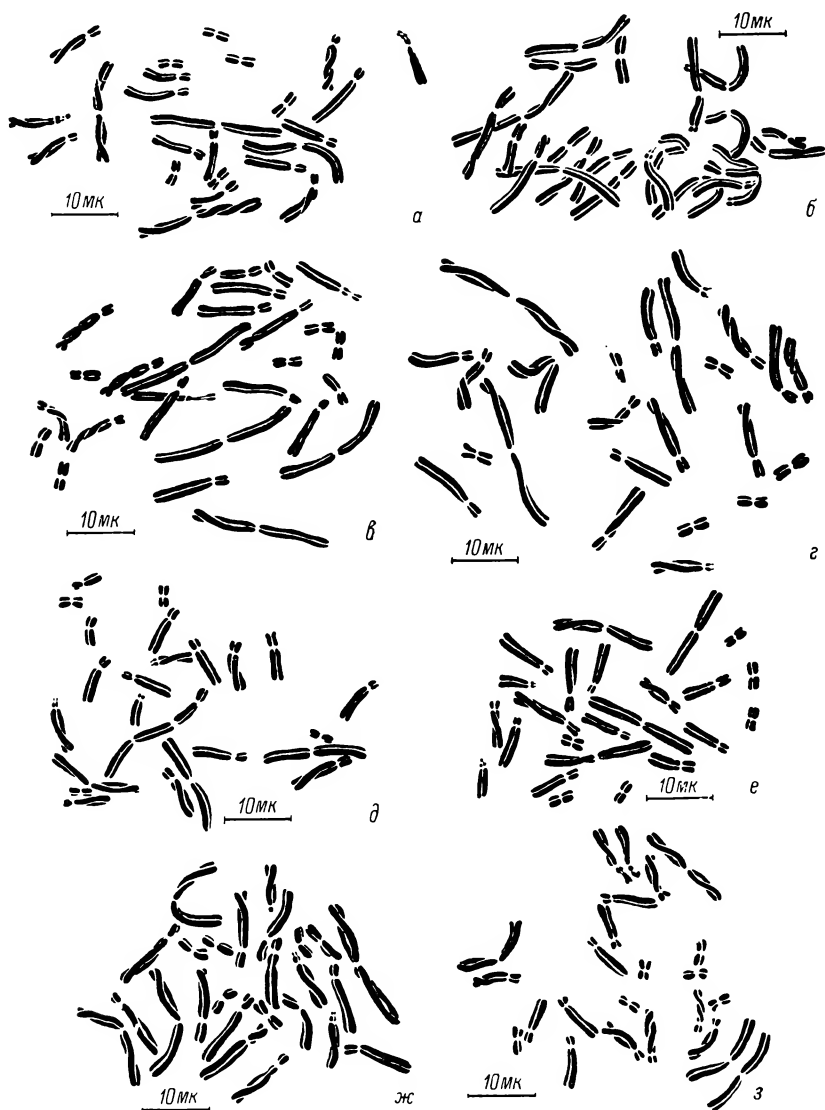
К секции *Viridifolii* относятся кавказские и малоазиатские подснежники. По данным З. Т. Артюшенко (1965, 1967), виды секции характеризуются следующими морфолого-анатомическими признаками: а) листья имеют эпидерму с прямоугольными клетками, б) листья с полостями в паренхиме или без них, в) листосложение, свойственное видам серий *Latifolii* и *Nivales* (по Стерну, Stern, 1956), г) почти все виды имеют листья ярко-зеленые без сизого налета. Секция разделена на три естественные группы по комплексу анатомических признаков.

Первая группа широколистных подснежников имеет листья без полостей, блестящие, широколанцетные без воскового налета; листосложение, свойственное видам серии *Latifolii* (Stern, 1956). *G. platyphyllus* Traub et Mold. Образец 1 (к.н. 56/1964). Место сбора: Главный Кавказ, Ридинское шоссе, 14-й километр. $2n=24$. Кариотип диплоидного набора типичный для рода: две пары равноплечих хромосом длиной 21.2 и 18.8 мк с индексом 1; неравноплечие хромосомы третьей—седьмой пар длиной от 12.1 до 9.2 мк с индексом 3.4—3.9; девятая пара хромосом длиной 8.1 мк с индексом 4.5; десятая—двенадцатая пары хромосом равноплечие, длиной от 4.5 до 4 мк с индексом 1.1. Особенностью данного кариотипа по сравнению с кариотипами секции *Galanthus* является то, что в наборе отсутствует пара хромосом с индексом 2, восьмая пара хромосом имеет индекс 3.1, девятая спутничная пара хромосом имеет вторичную перетяжку и на коротком плече большой сложный спутник на длинной нити (табл. I, а; II, а).

Образец 2. Полумахровая форма (к. н. 57/1968). Место сбора: Северо-Осетинская АССР, Крестовый перевал. $2n=24$ (табл. I, б; II, в). Кариотип этой формы резко отличен от типичного для рода кариотипа. В диплоидном наборе содержатся четыре пары больших равноплечих хромосом длиной 21—17.7 мк с индексом 1.1, причем у четвертой пары на дистальном конце более короткого плеча имеется вторичная перетяжка; четыре пары неравноплечих хромосом длиной 17—12.7 мк с индексом 2.3—2.7; одна пара спутничных хромосом с индексом 5.5, со спутником, как у образца 1, и три пары коротких равноплечих хромосом длиной 10—7.8 мк с индексом 1—1.2. Этот кариотип значительно отличается от кариотипа образца 1 как по размерам, так и по морфологии хромосом, и нам представляется, что он должен принадлежать самостоятельному виду, тем более что растения данного образца единственные в роде имеют полумахро-

вые цветки. Кроме того, следует подчеркнуть, что данный кариотип вообще необычен для рода.

G. woronowii Losinsk. Вид распространен в прибрежной зоне Черноморского побережья Кавказа. На севере отмечен в районе Туапсе.



Т а б л и ц а I

Хромосомные наборы видов *Galanthus* секции *Viridifolii* в меристеме корня.

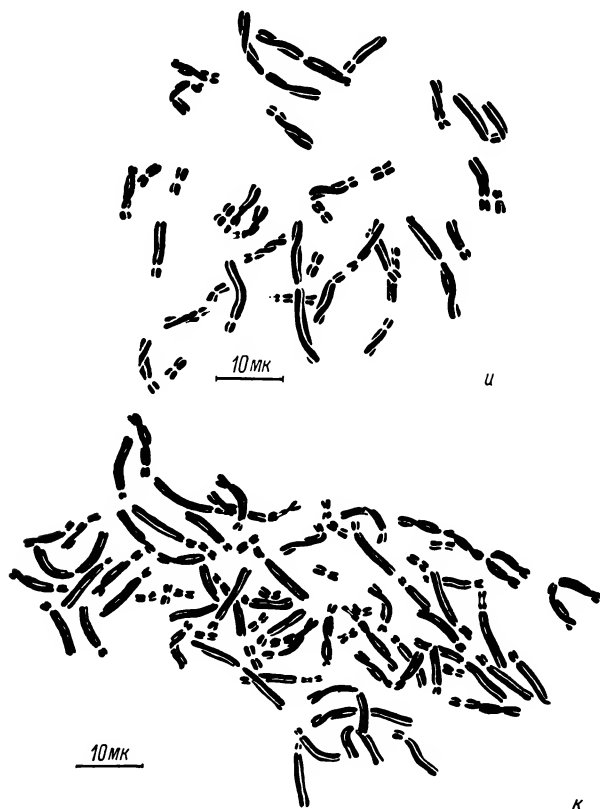
a — *G. platyphyllus* (1) $2n=24$, б — *G. platyphyllus* (2) $2n=24$, в — *G. krasnovii* $2n=24+2B$, г — *G. fosteri* $2n=24$, д — *C. caucasicus* (1) $2n=24+1B$, е — *G. schaoricus* $2n=24$, ж — *G. transcaucasicus* $2n=24+1B$, з — *G. woronowii* $2n=24$, u — *G. ciliensis*, *G. rizehensis*, $2n=36$ (3x), к — *G. cabardensis* $2n=72$ (6x).

П р и м е ч а н и е. Цифрами в скобках обозначены образцы из разных мест обитания. Подробности в тексте.

в южной части побережья встречается по ущельям (Кедский район) и дальше на юг переходит в Турцию (бывш. Артвинский округ). В лесах предгорий произрастает совместно с *G. krasnovii*, от которого отличается по пятну и выемке у верхушки на внутренних листочках околоцветника. Места сбора: Грузинская ССР, окрестности Батуми, Халы, Кеды, в Чаквинском и Кинтришском ущельях, в окрестностях Туапсе в Краснодарском крае (к.н. 88/1965, 90/1961, 91/1964). $2n=24+0-1B$. Изучение всего имеющегося материала показало большую кариотипическую одно-

родность данного вида. Добавочные хромосомы найдены в батумском материале и в материале из Кинтришского ущелья. Как и у *G. platyphyllus*, неравноплечие хромосомы третьей—седьмой пар *G. woronowii* имеют длину 11—9 мк и индекс 3.5—4, восьмая пара хромосом с индексом 3.4, спутничная пара хромосом с индексом 4—4.3 и большим спутником на длинной нити (табл. I, з; II, д).

G. krasnovii Khokhr. (к. н. 82/1961). Место сбора: Грузинская ССР, Кинтришское ущелье. $2n=24+0-2B$ (табл. I, в; II, д). Кариотип такой же, как у *G. woronowii*. Спутник большой на длинной нити.



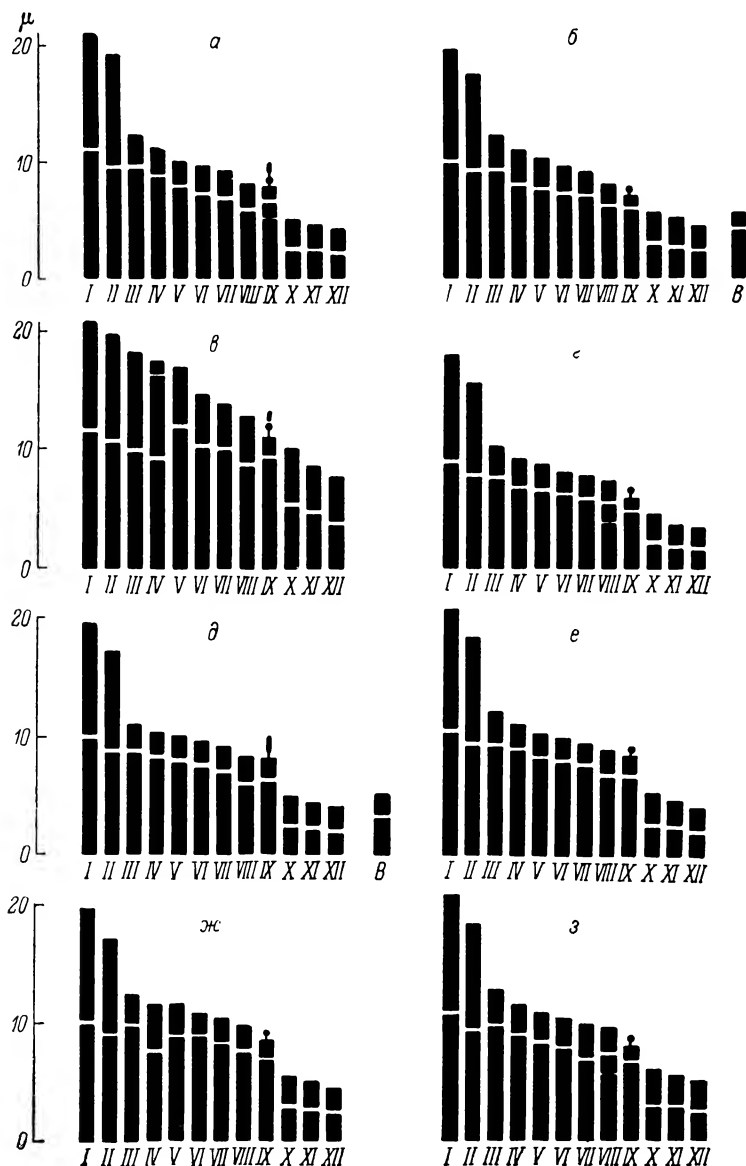
Продолжение таблицы I.

G. ikariae Baker (к. н. 70/1965). Вид описан с о. Икарія в Эгейском море. $2n=24$ (табл. II, ж). Кариотип отличается от кариотипа *G. woronowii*. Особенность: четвертая пара хромосом имеет индекс 1.9—2.0, в то время как у *G. woronowii* все неравноплечие хромосомы имеют индекс больше трех. Спутник маленький, на короткой нити. Морфологически этот вид полностью идентичен *G. woronowii*, что позволило объединить их в один под названием *G. ikariae* (Артюшенко, 1965, 1967). Несомненно изучение дополнительного материала с о. Икарія поможет выяснить, с чем связана кариотипическая особенность исследованного нами материала.

К группе широколистных подснежников очень близок *G. fosteri* Baker (к. н. 69/1965). Вид распространен по Черноморскому побережью Турции. $2n=24$ (табл. I, г; IV, а). Кариотип подобен кариотипу *G. platyphyllus*: третья—восьмая пары хромосом имеют индекс 3.5—3.9, девятая спутничная пара с индексом 5.3, но спутник маленький, шаровидный. По наличию полостей в листьях и по пятну на внутренних листочках околоцветника *G. fosteri* сходен с подснежниками *G. transcaucasicus* Fomin и *G. lagodechianus* Kem.-Nath. Поэтому З. Т. Артюшенко (1965) считает его связующим звеном между первой и третьей группами.

Вторая группа кавказских подснежников имеет широколанцетные листья с восковым налетом; в листьях имеются полости, листосложение. свойственное видам серии *Latifolii* (Stern, 1956).

G. caucasicus (Bak.) Grossh. Образец 1 (к. н. 80/1966). Место сбора: Главный Кавказ, Дзюпетский район, ущелье Пшавской Арагвы, 1200 м



Т а б л и ц а II

Картиграммы гаплоидных наборов видов секции *Viridifolii*.

a — *G. platyphyllus* (1) $2n=24$, *б* — *G. caucasicus* (1) $2n=24+1B$, *в* — *G. platyphyllus* (2) $2n=24$, *г* — *G. alpinus* $2n=24$, *д* — *G. krasnovii*, *G. woronowii*, $2n=24+1B$, *е* — *G. allenii* $2n=24$, *ж* — *G. ikariae* $2n=24$, *з* — *G. borthevitschianus* $2n=36$ (3х).

П р и м е ч а н и е: 1. Цифрами в скобках обозначены образцы из разных мест обитания. подробности в тексте.

над ур. м. $2n=24+1B$ (табл. I, *д*; II, *б*). Образец 2 (к. н. 79/1964). Место сбора: европейская часть СССР, Ставропольский край, окрестности г. Ставрополя. $2n=24$.

Картиотип обоих образцов типичный для рода. Особенности: неравноплечие хромосомы третьей—седьмой пар имеют индекс 2.9—3.4, восьмая

пара хромосом с индексом 2.4 и 3 у разных образцов, а спутничная с маленьким спутником на короткой нити имеет индекс 5.4. Добавочная хромосома первого образца имеет индекс 4.

G. allenii Baker (к. н. 20/1964). $2n=24$ (табл. II, е). Описан в 1871 г. Бэкером по экземплярам, полученным вместе с *G. platyphyllus* с Кавказа. Однако в дальнейшем в естественных условиях произрастания широколиственных подснежников *G. allenii* никогда не находили. Бэкер считал его гибридом *G. caucasicus* и *G. platyphyllus*. Артюшенко также считает его гибридом, но скорее садового происхождения. Исследование кариотипа показало, что как по размерам хромосом, так и по их морфологии этот материал близок *G. platyphyllus*, но спутник маленький, как у *G. caucasicus* и *G. nivalis*.

G. alpinus Sosn. (к. н. 19/1963). Место сбора: юго-западное Закавказье, Боржом, гора Ломис-Мта. $2n=24$ (табл. II, з).

G. schaefferi Kem.-Nath. (к. н. 51/1965). Место сбора: Западное Закавказье, Шаорское водохранилище, ущелье. $2n=24$. (табл. I, е). Оба вида имеют совершенно одинаковый кариотип, близкий кариотипу *G. caucasicus*. Размеры хромосом несколько меньше, чем в других группах: первая и вторая пары длиной 17.8—15.8 мк, третья—восьмая пары от 10.4 до 6.6 мк, девятая — 6—5.6 мк. Три пары маленьких хромосом длиной от 4.6 до 3.4 мк. Спутник маленький на короткой нити, как у *G. nivalis*; восьмая пара хромосом имеет индекс 3 с вторичной перетяжкой.

Эти виды в настоящее время объединены в один вид *G. alpinus* Sosn. (Артюшенко, 1965). Таким образом, морфологическое сходство видов подтверждается в данном случае кариологическим сходством.

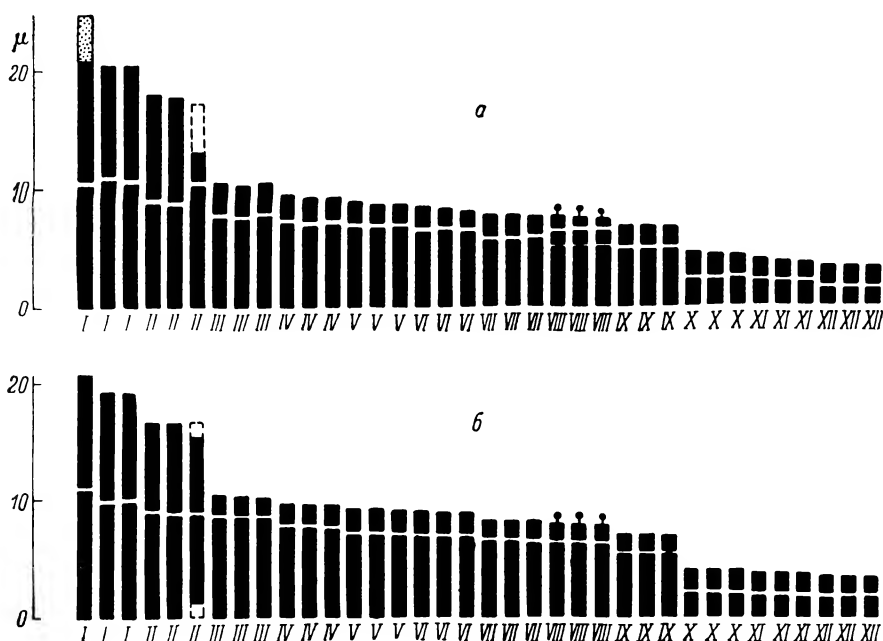
G. bortkewitschianus Koss (к. н. 24/1961). Место сбора: Кабардино-Балкарская АССР, верховья р. Каменки. Ареал и биология этого вида резко отличают его от *G. caucasicus*. Он приурочен к северным склонам Главного Кавказского хребта, занимая очень небольшую площадь в районе Нальчика. $2n=36$ (3х) (табл. II, з). Этот вид является типичным триплоидом. По мнению Коса, он генетически связан с *G. alpinus*. По морфологическим признакам и по кариотипу этот вид близок *G. alpinus* и вполне вероятно произошел от него путем автополиплоидии. Первая и вторая равноплечие хромосомы гаплоидного набора длиной 21.8 и 19.6 мк с индексом 1; неравноплечие хромосомы — третья—седьмая длиной 13—9.8 мк с индексом 3—3.5; восьмая длиной 10 мк с индексом 2.3; десятая—двенадцатая длиной 6—5 мк с индексом 1—1.2; девятая спутничная хромосома длиной 8 мк с индексом 6.1 и с маленьким спутником на короткой нити; восьмая хромосома имеет вторичную перетяжку на длинном плече.

Третья группа секции *Viridifoliae* представлена узколиственными подснежниками без сизого налета на листьях. Для этой группы характерны крупные полости в листьях, прямоугольные клетки эпидермы, листосложение, свойственное видам серии *Nivales* (Stern, 1956).

G. transcaucasicus Fomin (*G. caspius* [Rupr.] Grossh.) (к. н. 49/1960). Место сбора: Восточное Закавказье, окрестности Лерика. $2n=24+1B$ (табл. I, ж; IV, б). Кариотип этого вида типичен для рода. По размерам хромосом и по их морфологии он близок кариотипу *G. nivalis* из секции *Galanthus*, а именно: неравноплечие хромосомы третьей—седьмой пары имеют индекс 2.7—3.6, восьмая пара с индексом 2, девятая спутничная с индексом 5.6 и маленьким спутником на короткой нити. У четвертой хромосомы на большом плече различима вторичная перетяжка. Одна добавочная хромосома набора по размерам и морфологии близка спутничной, но спутника на ней не обнаружено. Предполагается, что этот вид является трисомиком по спутничной хромосоме. По морфологическим и анатомическим признакам этот вид ближе всего к *G. lagodechianus* и *G. cilicicus*. Нам представляется необходимым исследование дополнительного материала по *G. transcaucasicus* из других популяций для установления его взаимоотношений с другими видами.

G. rizehensis Stern. (к. н. 76/1966). Получен из Англии. Распространен в Малой Азии, описан из района Трапезунда. Имеет диплоидную и триплоидную формы. Материал, изученный нами, имеет $2n=36$ (табл. I, u).

G. cilicicus Baker (к. н. 65/1965). Получен из Англии. Распространен в Малой Азии в районе Киликии. $2n=36(3x)$ (табл. I, u; III, a). Триплоиды *G. rizehensis* и *G. cilicicus* имеют идентичный кариотип, для которого характерны: структурная перестройка у больших равноплечих хромосом набора; у неравноплечих хромосом третьей—седьмой индексы



Т а б л и ц а III

Кариограммы полных наборов двух видов *Galanthus* с перестройками в I и II хромосомах (объяснение в тексте).

a — *G. cilicicus*, = *G. rizehensis* (Малая Азия) $2n=36(3x)$, б — *G. cilicicus* (Кавказ) $2n=36(3x)$.

3.3—4.0; у девятой хромосомы индекс 2.8; у восьмой спутничной хромосомы индекс 4.2—4.7. Кроме того, на спутничных хромосомах ясно различимы вторичные перетяжки близ центромера. Спутник маленький, на короткой нити. Иногда обнаруживается и маленький и двойной спутники. В настоящее время оба вида объединены в один под названием *G. cilicicus* (Артюшенко, 1966). Предполагается их аллополиплоидное происхождение.

На Черноморском побережье Кавказа (Чаква) был собран подснежник, который по внешним морфологическим признакам и по кариотипу очень сходен с *G. cilicicus*. Он триплоид с $2n=36(3x)$, но имеет несколько отличную перестройку среди больших равноплечих хромосом (табл. III, б).

К группе узколистных подснежников относятся также четыре кавказских вида с 72 хромосомами в наборе. Это *G. lagodechianus*, *G. cabardensis*, *G. ketzkhovelli* и *G. kemulariae* (табл. I, к; IV, в—е). Систематический анализ этих видов, проделанный З. Т. Артюшенко и приведший к доказательству полного сходства всех морфологических признаков указанных видов, позволил объединить их в один вид *G. lagodechianus* Kem.-Nath. Вид приурочен к субальпийскому и среднему лесному поясу Главного Кавказского хребта, в ряде мест спускается до высоты 600 м

над ур. м. (район Нальчика, Орджоникидзе, Хасавюртский район и др.).
Нами исследован материал из следующих мест:

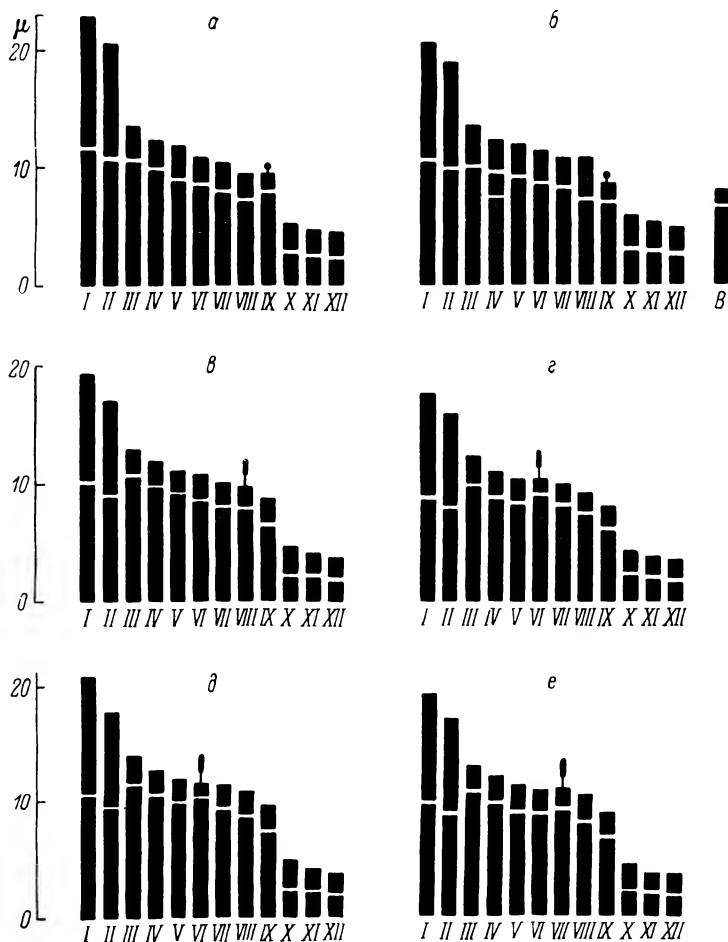
G. lagodechianus Kem.-Nath. из Северо-Осетинской АССР, окрестности Орджоникидзе (к. н. 36/1960); из Закатал (к. н. 37/1960), из окрестностей оз. Гек-Гель Кировабадского района Азербайджанской ССР (к. н. 43/1967); из Восточной Грузии: окрестности Тианети, ущелье р. Сагам (к. н. 39/1967), и из окрестностей Кварели, ущелье р. Дуруджи (к. н. 40/1967).

G. cabardensis Koss из Кабардино-Балкарской республики, Чегемский район, верховья р. Каменки (к. н. 30/1961).

G. kemulariae L. Kuth. из окрестностей Мцхеты, Сагурамский хребет (к. н. 35/1960).

G. ketzkhoveli Kem.-Nath. из Лагодехского заповедника (к. н. 33/1960).

Картиотипический анализ указанных видов показал, что все они имеют $2n=72(6x)$. Картиотип одинаковый у всех четырех видов. Осо-



Т а б л и ц а IV

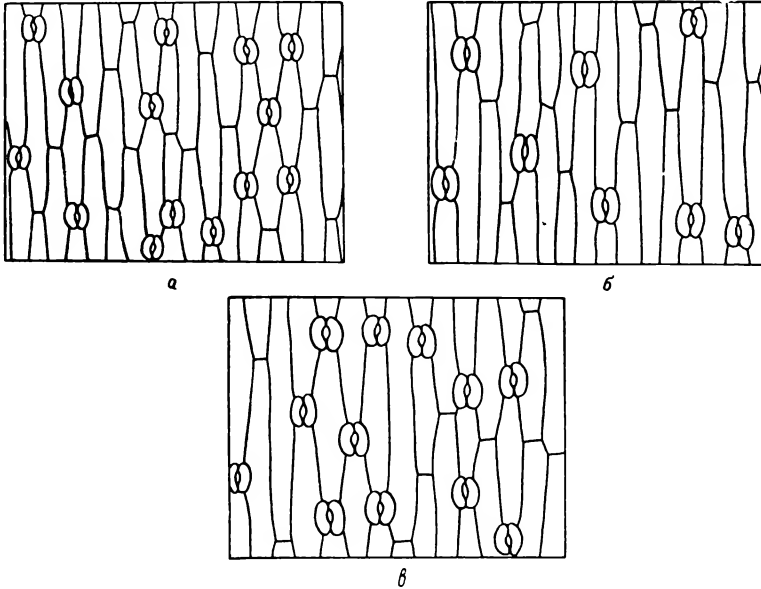
Картиограммы гаплоидных наборов видов *Galanthus* секции *Viridifolii*.

a — *G. fosteri* $2n=24$, б — *G. transcaucasicus* $2n=24+1B$, в — *G. lagodechianus* $2n=72(6x)$, г — *G. cabardensis* $2n=72(6x)$, д — *G. ketzkhoveli* $2n=72(6x)$, е — *G. kemulariae* $2n=72(6x)$.

бенности гаплоидного набора: первая и вторая хромосомы длиной 20.8—15.9 мк с индексом 1.1; третья—седьмая хромосомы длиной от 13.8 до 9.6 мк с индексом 3.8—4.9; восьмая хромосома с индексом 3.8—4.5;

девятая хромосома длиной 9.6—7.9 мк с индексом 3.4—3.8; десятая—двенадцатая хромосомы длиной от 4.9 до 3.5 мк с индексом 1.1. Спутничная хромосома с большим спутником на длинной нити, по размерам это шестая—восьмая хромосома набора (табл. IV).

Следует отметить, что среди обширного кариологического материала, собранного по этим видам, нам иногда попадались метафазные пластинки с 13—14 большими равноплечими хромосомами диплоидного набора вместо 12 в норме; соответственно число неравноплечих хромосом



Эпидермис нижней поверхности листа у диплоидных и полиплоидных видов *Galanthus*.

а — *G. alpinus* $2n=24$, б — *G. borthewitschianus* $2n=36$ (3x), в — *G. lagodechianus* $2n=72$ (6x).

среднего размера было на одну-две меньше, т. е. у этих видов отмечены транслоканты.

На основании исследования кариотипов указанных видов мы можем считать объединение их в один вид *G. lagodechianus* вполне обоснованным.

Гексаплоид *G. lagodechianus* не отличается от диплоидных видов мощностью вегетативных и генеративных органов, но имеет следующие признаки, характеризующие его полиплоидную природу: 1) диаметр пыльцевых зерен у гексаплоидов 40 мк, у триплоидов и диплоидов 30—35 мк; 2) абортивность пыльцы у гексаплоида 30—40%, у диплоидов 3—7%; 3) замыкающие клетки устьиц у гексаплоида и триплоидов значительно больше, чем у диплоидов (см. рисунок. а—в).

Кариотипические особенности видов секции *Viridifolii* позволяют различать три группы видов, которые совпадают с группами, выделенными на основании изучения морфолого-анатомических признаков.

Как видно из таблицы кариотипических признаков видов, первая и вторая равноплечие хромосомы гаплоидных наборов как по размерам, так и по морфологии хромосом почти одинаковы во всех трех группах. Неравноплечие хромосомы третья—шестая имеют индексы 3.4—4.4 в первой, 3.0—3.5 во второй и 3.9—4.9 в третьей группе видов. Седьмая хромосома имеет индексы 3.5—3.7 и 2.9—3.4 в первой и второй группах соответственно и является спутничной с индексом 5.4—6 у видов третьей группы. Восьмая хромосома имеет наименьший индекс у видов второй группы — 2.3—3.0 и наибольший у видов третьей группы — 3.8—4.5. Девятая хромосома у видов первой и второй групп спутничная с индек-

Кариотипические признаки видов *Galanthus* секции *Viridifolii* Kem.-Nath.

Пара хромосом	I группа <i>G. platyphyllus</i> , <i>G. woronowii</i> , <i>G. krasnovii</i>		II группа <i>G. caucasicus</i> , <i>G. schaeuricus</i> , <i>G. alpinus</i> , <i>G. borkewitschianus</i>		III группа <i>G. lagodechianus</i> , <i>G. ketchkovi</i> , <i>G. hemulariae</i> , <i>G. cardensis</i>	
	$2n = 24$, $2n = 24 + 0 - 2B$		$2n = 24$, $2n = 24 + 1B$, $2n = 36$		$2n = 72$	
	длина хромосом (в мк)	индекс	длина хромосом (в мк)	индекс	длина хромосом (в мк)	индекс
I	21.2—18.9	1.1	21.8—16.0	1.1	20.8—17.5	1.1
II	19.0—17.0	1.1	19.6—15.7	1.1	17.2—15.9	1.1
III—VI	12.2—9.6	3.4—4.4	13.0—8.3	3.0—3.5	13.9—12.6	3.9—4.9
VII	9.1—8.9	3.5—3.7	9.8—7.2	2.9—3.4	12.0—9.6 ¹	5.4—6.0
VIII	8.4—8.0	3.1—3.4	10.1—6.6	2.3—3.0	10.8—8.7	3.8—4.5
IX	8.1—7.6 ^{1,2}	4.0—4.5	7.9—5.6 ³	5.1—6.1	9.6—7.9	3.4—3.8
X—XII	4.6—4.0	1.0—1.1	6.1—3.4	1.1	4.9—3.6	1.1
B	5.0—4.0	1.5—1.8	6.1	4.0	—	—

сами 4.0—4.5 и 5.1—6.1 соответственно, и без спутника — в третьей группе с индексом 3.4—3.8.

Хромосомы десятая—двенадцатая близки по размерам и морфологии у всех трех групп. Добавочные хромосомы по размерам сходны с десятой хромосомой набора, но имеют индекс 1.5—1.8 в первой группе и индекс 3.8—4.0 во второй группе. Спутник длинный, иногда двойной у видов первой группы, маленький шаровидный во второй группе и длинный у видов третьей группы. Иногда одна-две из шести спутничных хромосом у *G. lagodechianus* имеют спутник меньших размеров.

Обсуждение и выводы

1. Виды секции *Viridifolii* имеют $2n = 24$, $24 + 0 - 2B$, 36, 72.

Диплоидные виды приурочены как к прибрежным районам Кавказа, так и к высокогорным районам. Полиплоиды распространены в высокогорных областях, но в ряде мест спускаются и до высоты 600 м над ур. м., их ареал довольно обширен.

2. Основное число $x = 12$. Исследование морфологии хромосом полиплоидных видов показало, что у триплоидов $2n = 36(3x)$, у гексаплоидов $2n = 72(6x)$.

Диплоидные виды имеют в своем наборе две спутничных хромосомы, триплоиды — три, гексаплоиды — шесть.

3. Гаплоидные наборы всех видов секции *Viridifolii* по числу, размерам и морфологии хромосом близки друг к другу. Они содержат две большие равноплечие хромосомы с индексом 1.1, семь неравноплечих хромосом с индексом от 2.3 до 6.0 и три маленькие равноплечие хромосомы с индексом 1.1—1.2.

Во всем исследованном материале найдена только одна единственная форма *G. platyphyllus* (образец 2) с полумахровыми цветками (Крестовый перевал, Главный Кавказ), кариотип которой резко отличается от типичного для рода кариотипа. В гаплоидном наборе этой формы четыре больших равноплечих хромосомы с индексом 1.1, пять средних неравноплечих хромосом с индексом 2.4—2.7 и три маленьких хромосомы с индексом 1.1—1.2. Хромосомы отличаются от хромосом типичного *G. platyphyllus* по размерам: неравноплечие хромосомы у обычной формы длиной 12.2—8 мк, у полумахровой 18—13 мк, маленькие равноплечие хромосомы длиной 5—4 мк у обычной формы и 10.8 мк у полумахровой (табл. II, в). Таким образом, это единственная в роде форма, которая имеет кариотип, отличающийся от типичного для рода *Galan-*

¹ Данная пара хромосом имеет длинный спутник.

² Данная пара хромосом имеет двойной спутник.

³ Данная пара хромосом имеет маленький шаровидный спутник.

thus. Однако по внешней морфологии эта форма мало отличается от *G. platyphyllus*. Нам представляется необходимым дальнейшее изучение морфологических и кариологических признаков этой формы, так как резкий контраст с кариотипом рода наводит на мысль о большей ее самостоятельности.

4. При значительном кариотипическом сходстве гаплоидных наборов виды секции *Viridifolii* отличаются друг от друга по числу хромосом, положению центромеров у неравноплечих хромосом, месту спутничной хромосомы в наборе, размерам спутника, добавочным хромосомам, наличию вторичных перетяжек (см. таблицы рисунков).

Так, в кариотипе *G. platyphyllus* на спутничной хромосоме большой двойной спутник, а у видов *G. caucasicus*, *G. alpinus*, *G. schaoricus* — спутник маленький шаровидный. *G. transcaucasicus* имеет вторичную перетяжку на четвертой хромосоме. *G. cilicicus* (= *G. rizehensis*) имеет перестройку среди больших равноплечих хромосом набора. У *G. lagodechianus* спутничная хромосома занимает шестое—восьмое место в гаплоидном наборе, а у всех других видов секции она является девятой хромосомой.

5. Группы видов, выделенные в секции *Viridifolii* по анатомо-морфологическим признакам, достаточно хорошо различаются по кариотипам (см. таблицу II и таблицу рисунков).

Виды *G. fosteri*, *G. allenii*, *G. transcaucasicus* имеют признаки гибридной природы или занимают промежуточное положение между группами и поэтому не включены нами в таблицу.

6. Виды второй группы секции *Viridifolii* (*G. caucasicus*) сближаются по ряду кариотипических признаков с видами секции *Galanthus*. Неравноплечие хромосомы набора в этой группе имеют индексы 2.3—3.5, а спутничная хромосома несет маленький шаровидный спутник.

7. Идентичность кариотипов у видов *G. alpinus* и *G. schaoricus*, у *G. cilicicus* и *G. rizehensis*, а также у видов группы *G. lagodechianus* (= *G. cabardensis*, *G. kemulariae*, *G. ketzkhoveli*) не оставляет сомнений в правомочности их объединения.

Рассмотрев кариотипические особенности видов *Galanthus*, мы можем сравнить особенности секций рода и сделать некоторые выводы относительно рода *Galanthus* в целом.

I. Сравнительно-кариологическое исследование видов рода показало, что род *Galanthus* кариотипически однороден. Исключение составляет одна форма *G. platyphyllus*, обладающая другим кариотипом.

II. Секции, группы видов внутри секций и виды различаются по числу хромосом, положению центромера у неравноплечих хромосом набора, месту спутничных хромосом в наборе, размерам и форме спутников, наличию, размерам и морфологии добавочных хромосом.

В секции *Galanthus* $2n=24$, $24+0-3B$, 48, а в секции *Viridifolii* $2n=24$, $24+0-2B$, 36, 72.

В секции *Galanthus* кариотипы видов имеют неравноплечие хромосомы с индексом 3.1—3.5, а в секции *Viridifolii* с индексом 3.5—4.9.

Восьмая пара хромосом имеет индекс 1.5—2 в секции *Galanthus* и 3.2—3.8 в секции *Viridifolii*, за исключением II группы *G. caucasicus*, у которой этот индекс равен 2.3—3.0.

Спутник маленький шаровидный у большинства видов секции *Galanthus* (исключение — *G. elwesii* с двойным спутником) и длинный. иногда двойной в секции *Viridifolii* (исключение — группа *G. caucasicus* с маленьким спутником). По кариотипическим особенностям группа видов (*G. caucasicus*) из секции *Viridifolii* сближается с группой видов (*G. nivalis*) из секции *Galanthus*.

III. В-хромосомы обнаружены и в той и в другой секции. Их природа остается не совсем ясной для нас. Присутствие В-хромосом в наборе не отражается на внешней морфологии растений.

IV. Сравнительно-кариологическое исследование рода *Galanthus* позволяет сделать некоторые выводы об эволюции его видов.

В эволюции видов рода несомненно большую роль играла полиплоидия, что особенно характерно для кавказско-малоазийских подснежников. Наличие полиплоидов в этой секции свидетельствует об относительной молодости видов.

В секции *Galanthus* наиболее древним видом, по-видимому, является *G. nivalis*, а в секции *Viridifolii* — *G. platyphyllus*.

Представление о древности этих видов согласуется с мнением С. С. Четверикова (1926), что генотипическая изменчивость вида растет пропорционально его возрасту.

Обнаруженные нами транслокантные и гибридные растения позволяют считать, что гибридизационные процессы и хромосомные перестройки типа транслокаций или делеций несомненно имели место в эволюции подснежников. В связи с этим нам представляется необходимым дальнейшее исследование кариотипической изменчивости у видов *G. elwesii*, *G. elwesii* var. *maximus*, *G. graecus* и *G. cilicicus* для уточнения их систематического положения и установления родительских пар гибридов.

V. Сравнительно-кариологическое исследование рода *Galanthus* подтверждает результаты монографической обработки рода Артюшенко (1965, 1966, 1967). Выделение двух секций и пяти групп по анатомо-морфологическим признакам и географическому распространению соответствует разделению на секции и группы по кариотипическим признакам. Группу видов (*G. elwesii* и др.) в секции *Galanthus* мы предлагаем выделить как самостоятельную из группы *G. nivalis*.

VI. Артюшенко (1967) после тщательной ревизии рода *Galanthus* оставила в нем только 17 видов. Как видно из описаний кариотипов различных видов секций *Galanthus* и *Viridifolii* (сообщения I и II), объединение видов, сходных по комплексу морфологических признаков, проведенное Артюшенко, подтверждается кариотипическим сходством этих же видов.

VII. Большая кариотипическая однородность видов рода *Galanthus* подтверждается близостью их морфологических признаков. В связи с этим мы предлагаем упразднить *G. nivalis* var. *angustifolius*, включив его в *G. nivalis*, а в отношении видов *G. plicatus* и *G. byzantinus*, имеющих идентичные кариотипы, высказываем предположение о возможности их объединения, так как они имеют много общего и во внешней морфологии. То же самое справедливо и для *G. woronowii* и *G. krasnovii*.

С другой стороны, *G. platyphyllus* (образец 2) с Крестового перевала, имеющий резко отличный от всех видов рода кариотип, заслуживает систематического и цитологического изучения, с целью выяснения его возможной таксономической самостоятельности. Окончательное решение этих вопросов следует предоставить систематикам.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З. Т. (1965). К систематике рода *Galanthus* L. Бот. журн., 50, 10. — Артюшенко З. Т. (1966). Критический обзор рода Подснежник. Бот. журн., 51, 10. — Артюшенко З. Т. (1967). Амариллисовые СССР. Докт. дисс. БИН, Л. — Свешникова Л. И. (1965). Хромосомные числа некоторых видов рода *Galanthus* (*Amaryllidaceae*). Бот. журн., 50, 5. — Свешникова Л. И. (1967). Хромосомные числа некоторых видов рода *Galanthus* L. из Южной Европы и Малой Азии. Бот. журн., 52, 3. — Свешникова Л. И. (1971). Сравнительно-кариологическое исследование рода *Galanthus* L. I сообщение. Секция *Galanthus* L. Бот. журн., 56, 1. — Четвериков С. С. (1926). О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журн. эксперим. биол., сер. А, 2, 1—4. — Battaglia E. (1957). A new 5-minutes fixation in chromosome analysis. Caryologia, 9. — Stern F. C. (1956). Snowdrops and snowflakes. A study of the genera *Galanthus* and *Leucojum*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 XII 1969).

П. Г. Жукова и В. В. Петровский

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ
О. ВРАНГЕЛЯ

С 1 рисунком

P. G. ZHUKOVA AND V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS
OF CERTAIN FLOWERING PLANTS OF THE WRANGEL ISLAND

В процессе изучения флоры о. Врангеля исследованы хромосомные числа более чем у 200 видов растений. Приводятся данные о хромосомных числах 73 видов — в ряде случаев с комментариями, касающимися характерных особенностей исследованных растений или систематического положения изучавшихся таксонов. Выявлены новые хромосомные числа у *Salix polaris* — $2n=114$, *Rumex graminifolius* s. l. — $2n=21$, *Parrya nudicaulis* — $2n=14$, *Potentilla nivea* s. l. — $2n=28$, *P. uniflora* s. l. — $2n=28$. В числе новых определений приводятся: для *Salix glacialis* — $2n=114$, *Claytonia vassilievii* — $2n=60$, *Papaver pulvinatum* — $2n=28$, *P. walpolei* — $2n=42$, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii* — $2n=112$, *S. punctata* ssp. *nelsoniana* — $2n=80$, *Eritrichium sericeum* s. l. — $2n=28$, *Senecio tundricola* — $2n=48$ и др. Для многих видов сообщаются данные о хромосомных числах, полученные на материале из других районов Северо-Востока СССР. Для 13 видов даны рисунки метафазных пластинок (см. рисунок).

Участвуя в изучении флоры Чукотки и о. Врангеля, авторы имели возможность провести совместное исследование большого числа видов растений, у которых одним из участников работ (П. Г. Жуковой) определялись хромосомные числа. В течение летних сезонов 1964, 1965 и 1969 гг. нам удалось собрать материал по кариологии более 200 видов растений о. Врангеля.¹ Данные о хромосомных числах многих исследованных видов были опубликованы одним из авторов (Жукова, 1965б, 1966, 1967, 1968). В настоящем сообщении приводятся материалы, ранее не публиковавшиеся.

Мы сочли целесообразным обсудить ряд случаев, когда полученные кариологические данные касаются таксонов, систематическое положение которых недостаточно ясно; рассмотрены также факты обнаружения у многих таксонов хромосомных рас, характеризующихся разными хромосомными числами. В ряде случаев при обсуждении кариосистематических вопросов мы использовали материалы, полученные нами для растений из других районов Северо-Востока СССР. Помещенные в таблице данные о хромосомных числах 55 видов не требуют специальных комментариев, но, как нам кажется, они могут представлять известный интерес, поскольку содержат информацию о географии хромосомных рас. а для нескольких видов хромосомные числа публикуются впервые.

У большей части растений корни фиксировались в природной обстановке и лишь у небольшого числа образцов фиксировались проростки семян.² Фиксация производилась жидкостью Навашина; препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Образцы растений со специальными этикетками хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

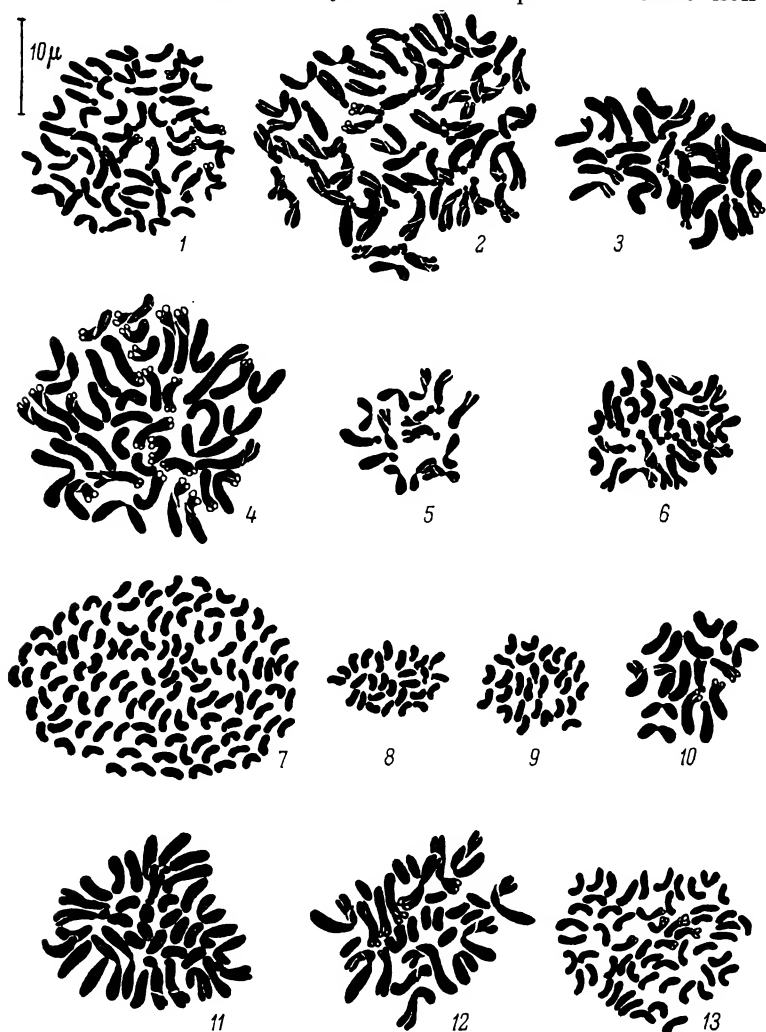
Calamagrostis holmii Lge. № 69-110. $2n=28$. Зарастающая пойменная терраса ручья Восточного — левого притока р. Хищников. 12 VIII 1969. В. П. Это второе определение хромосомного числа для *C. holmii* на острове. У образца, собранного на пятнистой травяно-моховой тундре в бухте Роджерс (№ 65-259, 3 VIII 1965, П. Ж. и В. П.), $2n=42$ (Жукова, 1967). Растения обоих образцов совершенно сходны по всем видимым морфологическим признакам, и по существу мы имеем в данном случае две внешне неотличимые кариологические расы *C. holmii*.

Festuca rubra L. s. str. № 69-97. $2n=42$. Травяная тундра на крутом южном склоне в верховьях р. Хищников. 10 VIII 1969, В. П. Образец

¹ Всего на о. Врангеля зарегистрировано 280 видов цветковых и папоротникообразных растений.

² Перед порядковыми номерами этих образцов имеется индекс «С».

вполне сравним с обычной *F. rubra* s. str.; цветковые чешуи несут незначительное количество шипиков на нижних поверхностях и по краям. Но верхняя (внутренняя) поверхность листовой пластинки шероховата от многочисленных коротких шипиков. Совершенно сходный образец *F. rubra*, собранный нами в Чукотском нагорье на пойменной террасе



Метафазные пластинки: 1 — *Poa tolmatchewii* var. *stricta*, $2n=56$; 2 — *Claytonia vassilievii*, $2n=60$; 3 — *Papaver pulvinatum*, $2n=28$; 4 — *Papaver walpolei*, $2n=42$; 5 — *Parrya nudicaulis*, $2n=14$; 6 — *Pappya nudicaulis*, $2n=28$; 7 — *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, $2n=112$; 8 — *Potentilla nivea*, $2n=28$; 9 — *Potentilla uniflora*, $2n=28$; 10 — *Oxytropis gorodkovii*, $2n=16$; 11 — *Ramischia obtusata*, $2n=38$; 12 — *Eritrichium sericeum*, $2n=28$; 13 — *Nardosmia glacialis*, $2n=56$.

р. Сев. Умкрыннет (№ 66-130, 24 VII 1966, П. Ж. и В. П.), имеет $2n=56$. Этот факт свидетельствует об отсутствии у данного таксона видимой корреляции между числом хромосом и определенными морфологическими признаками. Это подтверждается и в отношении второго исследованного образца, определенного нами как *F. rubra* L. s. l. (Жукова, 1965а), который был собран в окрестностях горы Тундровой на береговом обрыве (№ 64-03, 23 VI 1964, В. П.). У этого растения $2n=56$. По сильному опушению цветковых чешуй, листовых влагалищ и внутренних поверхностей листьев этот образец очень напоминает дальневосточную *F. eriantha* Honda et Tatewaki. Совершенно аналогичные послед-

Вид, номер образца	2n	Место и дата сбора образца
<i>Poa paucispicula</i> Scribn. et Merr. № 69-66	42	р. Гусиная, средн. течение; 22 VII 1969
<i>P. tolmatchewii</i> Roshev. var. <i>stricta</i> (Lindeb.) Tzvel. № 65-281	56	Бухта Сомнительная; 6 VIII 1965
То же № 69-130	56	р. Хищников, верховья; 22 VIII 1969
<i>Puccinellia angustata</i> (R. Br.) Scribn. et Merr. № 69-94	42	Там же; 10 VIII 1969
<i>Festuca baffinensis</i> Polun. № 65-164	28	Окр. горы Тундровой; 20 VII 1965
То же № 65-273	28	Бухта Сомнительная; 5 VIII 1965
<i>Festuca kolymensis</i> Drob. № 69-51	14	р. Советская, устье; 19 VII 1969
<i>Roegneria borealis</i> (Turcz.) Nevski № 69-59	28	р. Гусиная, средн. течение; 22 VII 1969
<i>Kobresia sibirica</i> Turcz. ex Bess. № 69-79	58	р. Хищников, верховья; 4 VIII 1969
<i>Carex amblyorhyncha</i> V. Krecz. № 69-57	62	р. Гусиная, сред. течение; 21 VII 1969
<i>C. maritima</i> Gunn. № 65-242	60	Бухта Сомнительная; 1 VIII 1965
<i>C. membranacea</i> Hook. № 65-220	74	Там же; 29 VII 1965
<i>C. misandra</i> R. Br. № 65-201	40	» » 27 VII 1965
<i>C. obtusata</i> Liljebl. № 65-276	52	» » 5 VIII 1965
<i>C. podocarpa</i> R. Br. № 67-177	64	» » 24 VII 1965
<i>C. rupestris</i> All. № 65-176	50	» » 24 VII 1965
<i>C. scirpoidea</i> Michx. № 69-60	62	р. Гусиная, средн. течение; 22 VII 1969
<i>C. stans</i> Drej. № 65-266	76	Бухта Сомнительная, 5 VII 1965
<i>C. tripartita</i> All. № 65-138	64	Окр. горы Тундровой; 17 VII 1965
<i>C. ursina</i> Dew. № 65-244	64	Бухта Сомнительная; 1 VIII 1965
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichb. № 69-131	24	р. Хищников, верховья; 22 VIII 1969
<i>Rumex graminifolius</i> Lamb. var. <i>subspatulata</i> (Traut.) Tolm. № 69-135	21	р. Мамонтова, устье ручья Хрустального; 28 VIII 1964
<i>Claytonia vassilievii</i> Kuzen. № 69-31	60	Лагуна Попова; 8 VII 1969
<i>Cerastium arvense</i> L. № 69-136	36	р. Мамонтова, устье ручья Хрустального; 28 VIII 1969
<i>Melandrium affine</i> J. Vahl. № C-69-05	48	Там же; 28 VIII 1969
То же № C-69-07	48	Бухта Роджерс; 27 VII 1969
» » № C-69-08	48	р. Советская, устье; 19 VII 1969
» » № C-69-09	48	р. Гусиная, средн. течение; 21 VII 1969
» » № C-69-800	48	Окр. пика Берри; 22 VIII 1969
<i>Caltha caespitosa</i> N. Schipcz. № 69-55	60	р. Гусиная, средн. течение; 21 VII 1969
То же № C-69-805	60	р. Мамонтова, низовья; 29 VIII 1969
<i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) v. d. Bosche ssp. <i>lutulentum</i> (Per. et Song.) Janch. № 69-37	32	р. Гусиная, средн. течение; 3 VII 1969
<i>Ranunculus borealis</i> Trautv. № 69-09	28	Там же; 6 VII 1969
То же № 69-29	28	
<i>Ranunculus hyperboreus</i> Rottb. № 69-38	32	» »; 13 VII 1969
<i>Papaver lapponicum</i> (Tolm.) Nordh. s. l. № 65-148	42	Окр. г. Тундровой; 18 VII 1965
<i>P. pulvinatum</i> Tolm. № 65-182	28	Бухта Сомнительная; 25 VII 1965
То же № C-69-58	28	р. Гусиная, средн. течение; 22 VII 1969
<i>Braya purpurascens</i> (R. Br.) Bge. № C-69-01	56	р. Хищников, верховья; 3 VIII 1969
<i>Draba arctogena</i> E. Ekman. № C-67-02	48	Бухта Сомнительная; 22 VIII 1967
<i>D. nivalis</i> Liljebl. № C-67-01	16	Там же; 22 VIII 1967
<i>Saxifraga hyperborea</i> R. Br. № 69-101	26	р. Хищников, верховья; 11 VIII 1969
<i>Parnassia kotzebuei</i> Cham. № 69-71	18	Там же; VIII 1969
<i>Potentilla biflora</i> Willd. № 69-67	14	Окр. пика Берри; 31 VII 1969
<i>P. elegans</i> Cham. et Schlecht. № 69-102	14	р. Хищников, верховья; 11 VIII 1969
То же № 69-106	14	Там же; 12 VIII 1969
<i>Potentilla hookeriana</i> Lehm. № 69-104	42	Там же; 11 VIII 1969
<i>P. multifida</i> L. s. l. № 65-214	28	р. Мамонтова, устье ручья Хрустального; 28 VII 1965

Вид, номер образца	2n	Место и дата сбора образца
<i>Astragalus richardsonii</i> Scheldon <i>secundum</i> A. E. Porsild. № C-69-803	32	р. Хищников, верховья; 21 VIII 1969
<i>Oxytropis adamsiana</i> (Trautv.) Jurtz. s. l. № 65-116	32	Окр. горы Тундровой; 14 VII 1965
То же № 65-169	32	Бухта Сомнительная; 24 VII 1965
<i>Oxytropis gorodkovii</i> Jurtz. № C-69-847	16	р. Хищников, верховья; 10 VIII 1969
То же № C-69-878	16	Там же; 10 VIII 1969
<i>Oxytropis maydelliana</i> Trautv. № C-69-805	96	р. Гусиная, средн. течение; 21 VII 1969
<i>O. middendorffii</i> Trautv. s. l. № 65-212	48	р. Мамонтова, устье ручья Хрустального; 28 VII 1965
<i>Hedysarum arcticum</i> B. Fedtsch. № 65-175	28	Бухта Сомнительная; 24 VII 1965
То же № 69-78	28	р. Хищников, верховья; 4 VIII 1969
<i>Chamaenerium latifolium</i> (L.) Th. Fries et Lange. № 69-76	72	Там же; 4 VIII 1969
<i>Pyrola grandiflora</i> Rad. № 69-107	46	« » ; 12 VIII 1969
<i>Ramischia obtusata</i> (Turcz.) Freyn № 69-109	38	« » ; 12 VIII 1969
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. ssp. <i>minor</i> (Lodd.) Hult. № 69-99	24	» » ; 11 VIII 1969
<i>Pedicularis sudetica</i> Willd. ssp. <i>albolabiata</i> Hult. № 65-264	16	Бухта Сомнительная; 5 VIII 1965
<i>Pedicularis sudetica</i> Willd. ssp. <i>novae-zemliae</i> Hult. № 65-75	16	Там же; 4 VII 1965
То же № 65-136	16	Окр. горы Тундровой; 17 VII 1965
<i>Valeriana capitata</i> Pall. № 69-116	56	р. Хищников, верховья; 19 VIII 1969
<i>Antennaria friesiana</i> (Trautv.) E. Ekman № 69-88	60	Там же; 9 VIII 1969
<i>Nardosmia glacialis</i> Ledeb. № 69-119	56	р. Хищников, средн. течение; 20 VIII 1969
<i>Arnica frigida</i> P. A. Mey. № 69-63	58	р. Гусиная, средн. течение; 22 VII 1969
<i>Senecio tundricola</i> Tolm. № 65-173	48	Бухта Сомнительная; 24 VII 1965

нему образцу растения из Чукотского (№ 65-318) и Анюйского нагорий (№ 68-11К, № 68-60К) имеют $2n=42$. Принимая широкую трактовку *F. rubra* L., мы относим и 42- и 56-хромосомные растения к одному виду, отмечая, что разные кариологические расы в данном случае встречаются даже в пределах разновидностей *F. rubra*. Впрочем, это явление можно интерпретировать и иначе, предположив, что в каждой из хромосомных рас наблюдается сходное варьирование признаков.

Festuca vivipara L. s. l. № 65-280. $2n=28$. Пойменная терраса р. Сомнительной близ устья. 6 VIII 1965, П. Ж. и В. П. Растение, нередко встречающееся на щебнистых склонах и уступах гор. Такое же хромосомное число определено нами у растений *F. vivipara* s. l. с Чукотского полуострова (№ 67-175К, 1 VIII 1967, А. Коробков), в то время как исследованная нами вивипарная форма овсяницы с Таймыра (№ 69-792) имеет $2n=49$. Таймырские растения отличаются более плотной и крупной дерновиной. Если по анатомическому строению листьев растения *F. vivipara* s. l. с Чукотки и с о. Врангеля сходны с *F. brachyphylla* Schult., то у таймырских образцов более сильное развитие тяжёлой механической ткани скорее напоминает таковые у *F. auriculata* Drob. По-видимому, именно такие растения позволили А. К. Скворцову (1964) сделать предположение о наличии вивипарной разновидности у последнего вида. Он резонно замечает, что анатомия листа у вивипарных растений *Festuca* во многих случаях повторяет таковую у обычных форм *F. ovina*, *F. auriculata* и *F. brachyphylla*. Однако остается неясным, действительно ли вивипарные формы являются непосредственными производными этих видов. По обилию шипиков на листовых пластинках,

на верхних частях цветоносов и на веточках метелки таймырские растения *F. vivipara* s. l. (49-хромосомные) опять-таки скорее могут быть сближены с таймырскими образцами *F. auriculata*, нежели с *F. brachyphylla*, собранной по соседству с исследованными растениями *F. vivipara*. Однако, как известно, обилие шипиков на тех или иных частях растения — признак, широко варьирующий у многих видов *Festuca*. Не располагая специальными данными относительно морфологии и экологии *F. vivipara* s. l. в других частях ареала, мы лишь констатируем большое сходство растений этого вида, собранных на о. Врангеля, с чукотской популяцией и существование определенных морфологических отличий у 28- и 49-хромосомных растений.

Salix glacialis Anderss. № 65-185. $2n=114\varphi$. Песчано-галечная береговая терраса в бухте Сомнительной. 25 VII 1965, П. Ж. и В. П. № 65-186. $2n=114\sigma$. Там же. 25 VII 1965. № 65-241, $2n=114\varphi$. Там же. 1 VIII 1965. Хромосомное число последнего образца было опубликовано (Жукова, 1968) с предварительным определением вида как *Salix* sp. (aff. *S. glacialis* Anderss.). В настоящее время в нашем распоряжении имеется довольно большая серия растений с о. Врангеля, которая определена нами как *S. glacialis* Anderss. Все образцы — небольшие растения с многочисленными стелющимися побегами, отходящими от утолщенного каудекса. В отличие от близкого вида *S. ovalifolia* Trautv. у наших растений не наблюдается диморфизма генеративных и вегетативных побегов. К тому же часто наблюдается укоренение побегов, что не характерно для *S. ovalifolia*. Листовые пластинки наших растений 1—1.5 см дл., часто несут опушение на нижней стороне даже в фазе полного развития, а нередко такое опушение сохраняется и на верхней стороне листа. Коробочки сильно опушены, причем опушение, как правило, сохраняется и на зрелых плодах. У *S. ovalifolia* листья и коробочки обычно лишены опушения. От *S. arctica* изучаемые образцы отличаются гораздо меньшими размерами всех органов, короткими (не более 10 мм) черешками листьев без прилистников, короткими цветоносами, хорошо выраженным каудексом. Растения более всего соответствуют описанию и изображению *S. glacialis* Anderss. (Andersson, 1858). К сожалению, гербарных материалов для сравнения не оказалось.

Некоторые исследователи склонны рассматривать *S. glacialis* как гибридную форму, не заслуживающую выделения в ранг самостоятельного вида. В частности, Хультен (Hultén, 1968) считает этот вид гибридным производным от *S. arctica* и *S. ovalifolia*. Что касается растений *S. glacialis* с о. Врангеля, то следует заметить, что из предполагаемой родительской пары видов *S. arctica* является на острове довольно редким растением, а *S. ovalifolia* пока что вообще не найдена. Резоннее предположить, что *S. glacialis* принадлежит к тому же ряду, что и *S. ovalifolia*, и относится к последнему виду приблизительно так же, как, скажем, *S. cyclophylla* Rydb.

К сожалению, отсутствуют данные о хромосомном числе *S. ovalifolia*, а для *S. arctica* такие данные довольно разноречивы ($2n=76$ — Holmen, 1952; $2n\approx 120$ — Соколовская и Стрелкова, 1948; $2n>100$ — Жукова, 1969). Выявление хромосомных наборов у этих двух видов позволит более отчетливо определить их отношение к *S. glacialis*.

Salix polaris Wahlenb. № 65-94. $2n=114\varphi$. Сырая травяно-моховая тундра на склоне горы Тундровой. 12 VII 1965, П. Ж. и В. П. № 65-135. $2n>100\varphi$. Склон берега ручья близ горы Тундровой. 16 VII 1965, П. Ж. и В. П. № 69-41. $2n=114\varphi$. Склон берега ручья в среднем течении р. Гусиной. 14 VII 1969, В. П.

До сих пор у *S. polaris* было известно хромосомное число $2n=76$ (Holmberg, 1931). Это определение было сделано у растений из Скандинавии, откуда описан данный вид. Ранее мы воздерживались от публикации определений, сделанных нами в 1965 г., имея в виду получение дополнительных данных по хромосомным числам *S. polaris*. Это казалось нам тем более необходимым, что широко распространенная на о. Вран-

геля *S. rotundifolia* Trautv., нередко очень сходная с *S. polaris* в условиях острова, также имеет $2n=114$ (обр. № 65-66 и № 65-238). Растения, имеющие одновременно признаки обоих этих видов, не редкость на острове. Природу этого явления пока трудно объяснить. Столь широкое распространение гибридов этих двух видов кажется нам маловероятным. Скорее здесь мы имеем пример заходящей изменчивости у двух видов. Образцы, собранные в 1965 г., относятся к очень мелколистной форме *S. polaris*, что не характерно для этого вида на Северо-Востоке СССР. В то же время мелколистность — стойкий признак для *S. rotundifolia*. В 1969 г. нами был исследован крупнолистный образец (№ 69-41), также имеющий $2n=114$, но, в отличие от предшествующих образцов, это растение оказалось с совершенно голыми пурпуровыми коробочками — признаком, более характерным для *S. rotundifolia*. В этой связи следует заметить, что в природных условиях острова обычные разграничительные признаки для *S. polaris* и *S. rotundifolia* — наличие или отсутствие опушения на коробочках, опадение или сохранение листьев прошлых вегетационных периодов — оказываются крайне неустойчивыми. Случается, что у растений, которые по всем признакам можно отнести к классической форме *S. rotundifolia*, оказываются интенсивно опушенные коробочки и т. п. В том же 1969 г. нами были исследованы другие образцы *S. polaris*: № 69-69K, $2n=114\varphi\sigma$, нивальная тундра на береговом склоне близ мыса Чаплин (Вост. Чукотка), 13 VII 1969, А. Коробков; № 69-55Pl, $2n>100$, нивальная тундра на береговом склоне, о. Колючин, 9 VIII 1969, Т. Плиева. Оба образца представляют обычную для Чукотки форму *S. polaris* с крупными продолговато-овальными листьями и интенсивно опушенными коробочками. В местах их сбора *S. rotundifolia* до сих пор не была отмечена. Нам кажется, что можно считать установленным хромосомное число ($2n=114$) для популяций *S. polaris* с о. Врангеля и с Восточной Чукотки. Уже длительное время азиатско-американскую расу *S. polaris* в том или ином ранге отличают от типичной европейской. Флодерус (Floderus, 1926) описал эту расу в качестве самостоятельного вида *S. pseudopolaris* Flod. Дальнейшее кариосистематическое изучение форм, включаемых в широко понимаемый вид *S. polaris*, даст возможность полностью разобраться в природе этого таксона. В частности, несомненный интерес представляет исследование камчатской популяции, на базе которой была описана *Salix pseudopolaris*.

Stellaria edwardsii R. Br. № 69-112, $2n$ = около 100. Растение собрано на галечнике ручья Восточного, впадающего в р. Хищников, 12 VIII 1969, В. П. У исследованного образца ярко-зеленые листья, и цветоносы передко трехцветковые. В большинстве случаев прицветники с хорошо выраженными пленчатыми краями, а чашелистики, как правило, по краям реснитчатые. К сожалению, мы не имеем возможности сравнить наше растение с образцами, имеющими другие хромосомные числа. Число $2n=36$ для *S. edwardsii* (Жукова, 1965a) было получено на материале из проростков семян, собранных в пос. Лорино на Чукотке. У растений *S. edwardsii* из арктической Канады найдено $2n\approx 52$ (Mosquin a. Hayley, 1966). Таксономические границы *S. edwardsii* весьма неопределенны, и трактовка этого вида разными исследователями отнюдь не равнозначна. Можно предположить, что разные хромосомные числа, приводимые для *S. edwardsii*, относятся к разным таксонам. Однако вполне возможно, что у этого вида, успешно размножающегося вегетативным путем, имеются кариологические расы с разными хромосомными числами.

Stellaria laeta Rich. № 69-113. $2n\approx 84$. Собранное одновременно и по соседству с образцом № 69-112 растение *S. laeta* отличается голубоватосизой окраской, полным отсутствием пленчатых прицветников. Все без исключения цветоносы — одноцветковые. Чашелистики по краям реснитчатые. Верхняя сторона и края листьев имеют слабое опушение. Междоузлия побегов часто интенсивно опушены длинными спутанными волосками, хорошо различимыми невооруженным глазом. По опушению образец *S. laeta* напоминает восточносибирскую *S. fischeriana* Ser., отличающаяся,

однако, от последней меньшими размерами цветков, незначительной разницей в длине лепестков и чашелистиков и, наконец, хромосомным числом — у *S. fischeriana* $2n=72$ (Жукова, 1966, 1969).

Melandrium apetalum (L.) Fenzl. № С-69-04. $2n=24$. Щербнистая редкотравная тундра на южном склоне известняковой гряды в среднем течении р. Гусиной. 22 VII 1969, В. П. Исследованный нами образец относится к разновидности, встречающейся на известняках и гипсах, преимущественно на хорошо дренированных склонах южной экспозиции. Эти местообитания характеризуются заметной сухостью почв, особенно во второй половине вегетационного периода. Как известно, типичный *M. apetalum* — растение, тяготеющее к экотопам с достаточным постоянным увлажнением или даже переувлажненным. Наши образцы, представляющие, по-видимому, особый экотип, имеют и некоторые морфологические отличия от типичной формы *M. apetalum*, обычной на острове. Обращает на себя внимание интенсивное светлое опушение цветоносов и стеблевых листьев. У обычной формы *M. apetalum* опушение состоит из менее многочисленных многоклеточных волосков с интенсивной фиолетовой окраской поперечных клеточных стенок, что придает опушению темный оттенок. У исследованных нами растений перегородки волосков слабо окрашены, а нередко и вовсе бесцветны. По некоторым признакам эти растения напоминают *M. macrospermum* Porsild, но у последнего вида $2n=48$.¹

Papaver walpolei A. E. Porsild s. l. № 65-198. $n=42$. Щербнисто-мелкоземистая терраса на левобережье р. Сомнительной. 27 VII 1965, П. Ж. и В. П. Все растения белоцветковые. В нижней части лепестков имеется крупное сернисто-желтое пятно. Такие растения Хультен (Hultén, 1945) относит к разновидности var. *sulphureo-maculata* Hult. Однако, в отличие от американских растений этого вида и от некоторых образцов с берингского побережья Чукотки, наши образцы не имеют цельных листьев, а наряду с трехлопастными пластинками в неменьшем количестве встречаются листья с тремя долями, т. е., кроме верхней, в той или иной степени рассеченной трехлопастной доли, ниже имеются еще две нормально развитые доли. Кроме того, у наших растений очень часто отмечаются волоски по краям листовых черешков и даже на листовых пластинках. Нередко основание коробочки бывает широкоокруглым или чашевидным, что не свойственно американским растениям. Охарактеризованную выше расу А. И. Толмачев определяет как *P. walpolei* var. *asiaticum* Tolm. (в гербарии БИН).

Cardamine digitata Rich. № 69-19. $2n=28$. Пойменная терраса р. Гусиной в среднем течении. 6 VII 1969, В. П. Предыдущее определение хромосомного числа у этого вида также дало $2n=28$ (Жукова, 1969). Образец № 67-189К, собранный А. А. Коробковым на перевале хр. Искатень (Вост. Чукотка), был определен нами как *C. richardsonii* Hult. Как выяснилось, последнее наименование является более поздним синонимом *C. digitata* Rich. (Rollins, 1952), так что оба определения относятся к этому виду.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. При кариологическом изучении популяции этого вида на о. Врангеля было выявлено два хромосомных числа: $2n=14$ и $2n=28$. Аналогичные числа были найдены и у растений из других районов Чукотки. В связи с этим нами была проведена целая серия определений хромосомных чисел у этого вида. Ниже приводится перечень этих определений.

$2n=14$. № 65-82.	о. Врангеля, бухта Сомнительная.
$2n=14$. № 65-92.	» » , гора Тундровая.
$2n=14$. № С-65-261.	мыс Шмидта.
$2n=14$. № 65-399.	» » .
$2n=14$. № С-64-329.	Ануйское нагорье, пос. Бараниха.
$2n=14$. № 66-23.	Чаунская низменность, холмы Теакачин.

¹ Скорее всего наши растения тождественны с американским подвидом *M. apetalum* ssp. *attenuatum* (Farr) Nara.

$2n = 14$. № 66-157.
 $2n = 14$. № 66-168.
 $2n = 14$. № 66-181.
 $2n = 14$. № 67-84K.
 $2n = 28$. № 65-64.
 $2n = 28$. № 65-81.
 $2n = 28$. № 65-376.
 $2n = 28$. № 66-39.
 $2n = 28$. № 66-124.
 $2n = 22$. № 67-12.
 $2n = 28$. № C-67-590.
 $2n = 28$. № C-62-66.
 $2n = 28$. № 68-02.
 $2n = 28$. № C-66-452.
 $2n = 28$. № C-68-857.

Чукотское нагорье, р. Куэвунь.
 » » , р. Куэвунь.
 » » , прииск Полярный.
 Анюйское нагорье, р. Ергувеем.
 о. Врангеля, бухта Сомнительная.
 Там же.
 Чукотское нагорье, р. Кувет.
 Анюйское нагорье, пос. Билибино.
 Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннет.
 Зал. Креста, пос. Эгвекинот.
 Восточная Чукотка, р. Эргувеем.
 » » , мыс Чаплин.
 Анадырское нагорье, р. Комаринная.
 Таймыр, р. Пясины, пос. Тарей.
 Чукотское нагорье, прииск Комсомольский.

Как явствует из перечня, никакой географической закономерности в размещении двух кариологических рас не наблюдается. Более того, растения обеих рас иногда растут бок о бок, как это имеет место на о. Врангеля. Несмотря на достаточно большой гербарный материал, состоящий из образцов, у которых фиксировались корневые окончания, и дополнительные гербарные сборы из пунктов, где фиксировались растения, сравнительное изучение 14-хромосомных и 28-хромосомных растений *P. nudicaulis* не выявило каких-либо специфических признаков ни у одной из кариологических рас. Известно, что *P. nudicaulis* — вид чрезвычайно полиморфный в отношении большинства морфологических признаков, будь то размеры цветков, форма листьев, характер побегообразования и т. д. В полной мере это относится и к популяции *P. nudicaulis* на о. Врангеля, где этот вид встречается повсеместно и часто в большом обилии (см. Петровский, 1967). Широкая экологическая амплитуда этого вида на острове (в других районах советской Арктики она заметно уже), по-видимому, в известной мере способствует проявлению изменчивости вида. Следует подчеркнуть, что, как правило, каждая из форм 14-хромосомных растений имеет аналога среди 28-хромосомных образцов. Единственным исключением пока может считаться 28-хромосомная форма *P. nudicaulis* с мощным стержневым корнем и с гладкими зубчатыми широколанцетными листьями, очень напоминающая среднеазиатскую *P. turkestanica* (Korsh.) N. Busch, — для нее еще не найдено 14-хромосомного аналога. Выявление ареалов двух кариологических рас *P. nudicaulis* может помочь понять природу кариологической дифференциации внутри этого вида, но для этого потребуются еще обширный фактический материал. Кроме перечисленных выше данных, нам известны лишь два определения хромосомного числа у *P. nudicaulis*: на Корякской земле — $2n = 28$ (Соколовская, 1968) и в Канадской Арктике — $2n \approx 21$ (Packer, 1964).

Saxifraga bronchialis L. ssp. *funstonii* (Small) Hult. № 69-92. $2n = 112$. Кассиоповая тундра на склоне SO экспозиции в верховьях р. Хищников. 9 VII 1969, В. П. У ранее исследованного нами образца этого подвида (№ 65-125, разнотравно-дриадовая тундра у подножья SO склона горы Тундровой) определено $2n > 100$. У растения *S. bronchialis* ssp. *funstonii*, собранного на Чукотском полуострове в среднем течении р. Эргувеем (№ 66-109), определено $2n \approx 100$. У другого растения этого же подвида — из окрестностей пос. Провидения — выявлено $2n > 100$ (№ 69-07P1). Очень вероятно, что $2n = 112$ может считаться достоверным хромосомным числом для чукотской популяции ssp. *funstonii*. Некоторые исследователи (Calder a. Savile, 1959; Hultén, 1968) рассматривают *S. firma* Litw. в качестве синонима *S. bronchialis* ssp. *funstonii*. В этой связи следует заметить, что опубликованное нами хромосомное число для *S. firma* (Жукова, 1969) $2n = 28$ определено у образца (№ 66-120K) с Анюйского нагорья. Это растение по своим морфологическим признакам во многих отношениях может рассматриваться как форма, промежуточная между *S. cherlerioides* и *S. bronchialis* ssp. *funstonii*. Листья у этого растения кверху быстро суженные, но не так резко как у *S. cherlerioides*, и слегка оттянутая верхушка листа оканчивается шипиком, что не характерно для типич-

ной *S. cherlerioides*. Лепестки у образца желтоватые, со слабо различимыми желтыми пятнами. Тычинки по длине равны лепесткам или иногда короче последних — по этим признакам растение также занимает промежуточное положение. Не исключена возможность, что образец, определенный нами как *S. firma* Litw., представляет собой крайнюю форму варьирования *S. cherlerioides*. Для этого последнего вида определено хромосомное число $2n \approx 26$ (Соколовская, 1968), а при более точных подсчетах оно, возможно, окажется равным 28. Разумеется, одинаковые хромосомные числа в данном случае не являются решающим критерием при определении систематического положения таксона или отдельного образца. Но эти данные могут быть полезными при критической обработке такой сложной группы, каковой является секция *Trachyphyllum* рода *Saxifraga*. Опубликованная в 1959 г. интересная обработка этой секции (Calder a. Savile, 1959) выполнена в основном на североамериканском материале и лишь в небольшой степени затрагивает азиатских представителей секции.

Saxifraga cernua L. № 69-27. $2n \approx 56$. Галечник р. Сомнительной близ устья. 8 VII 1969, В. П. Для этого вивипарного вида известно несколько хромосомных чисел. Нами неоднократно подсчитывались хромосомные числа у образцов *S. cernua* из нескольких пунктов Чукотки, и также были отмечены разные числа хромосом. Ниже приводится перечень наших определений для *S. cernua*.

$2n = 48-50$. № 66-07.	Анюйское нагорье, окр. пос. Билибино, сырая канава в листьях.
$2n = 70$. № 65-356.	Чукотское нагорье, р. Куэкувунь, сухой галечник.
$2n = 56$. № 67-79K.	Анюйское нагорье, р. Ергувеем, подножие сухого склона.
$2n = 58-60$. № 67-98K.	Анюйское нагорье, р. Ергувеем, сырая пойма.
$2n = 48$. № 66-S-29.	р. Амгуэма, 159 км, сырая осоковая тундра.
$2n = 48$. № 67-S-31.	р. Амгуэма, 159 км, влажный галечник ручья.
$2n = 48$. № 68-66.	Окр. г. Певек, пос. Апапельхино, сырая луговина.
$2n = 48-50$. № 69-19.	Анадырское нагорье, р. Комариная, сырая пойма.
$2n = 52$. № 68-28K.	Зап. Чукотка, р. Нгаглоингвеем, сырой берег озера.

Тот факт, что наиболее часто у *S. cernua* отмечается хромосомное число $2n = 48$, позволяет предполагать, что этот вид, возможно, производное от *S. exilis* Steph., имеющей также $2n = 48$.

S. punctata L. ssp. *nelsoniana* (D. Don) Hult. № 69-56. $2n > 70$. Среднее течение р. Гусиной, на месте стаявшего снежника. 21 VII 1969, В. П. По-видимому, этот образец относится к 80-хромосомной расе, хотя у ssp. *nelsoniana* известны и кариологические расы, имеющие другие хромосомные числа. Так, изученные нами растения данного подвида из разных пунктов Чукотки имели следующие хромосомные числа:

$2n = 60$. № 67-60.	Средн. течение р. Амгуэмы, 159 км трассы. В. П.
$2n = 64$. № 66-142.	Чукотское нагорье, р. Куэкувунь. П. Ж. и В. П.
$2n = 80$. № 68-47.	Анадырское нагорье, р. Комариная. В. П.
$2n = 80$. № 68-68.	Западная Чукотка, пос. Апапельхино. В. П.
$2n = 80$. № 69-03P1.	Восточная Чукотка, пос. Провидения. Т. Плиева.
$2n = 80$. № 69-21P1.	Восточная Чукотка, р. Ионивеем. Т. Плиева.
$2n = 80$. № 69-40P1.	Чукотское море, о. Колочин. Т. Плиева.
$2n \approx 80$. № 69-22P1.	Восточная Чукотка, р. Ионивеем. Т. Плиева.
$2n \approx 80$. № C-62-00.	Восточная Чукотка, бухта Провидения (Жукова, 1967).
$2n = 80$. № 69-62K.	Восточная Чукотка, мыс. Чаплина. А. Коробков.

При наличии такой серии определений казалось маловероятным, что приводимое для *S. punctata* L. s. l. хромосомное число $2n = 28$ (Соколовская и Стрелкова, 1938, 1948; Соколовская, 1962) может относиться к растениям *S. punctata* ssp. *nelsoniana*. Скорее это число могло относиться к некоторым другим подвидам *S. punctata*. В частности, нами определено хромосомное число у четырех чукотских растений *S. punctata* ssp. *porsildiana* Calder et Savile. Два образца имеют $2n = 28$, а два других — $2n = 32$.

У растения *S. punctata*, собранного на Восточной Камчатке, оказалось $2n=56$. Этот образец скорее всего можно отнести к форме, промежуточной между двумя подвидами — *ssp. insularis* Hult. и *ssp. pacifica* Hult. Данные канадских исследователей, обнаруживших $2n=72$ у *ssp. porsildiana* (Calder a. Savile, 1960) и $2n=28$ у *ssp. nelsoniana* (Packer, 1964), свидетельствуют, однако, о более значительной кариологической дифференциации внутри подвидов *S. punctata*.

Potentilla nivea L. № 65-171. $2n=28$. Южный щебнистый склон сопки в окрестностях бухты Сомнительной. 24 VII 1965, П. Ж. и В. П. У некоторых из исследованных нами растений верхняя сторона листовых пластинок интенсивно опушена мягкими спутанными волосками. Подобные образцы, вероятно, имел в виду Хультен (Hultén, 1945), описавший разновидность *P. nivea* var. *tomentosa* Nilsson-Ehle ex Hult. Для *P. nivea* ранее были известны более высокие хромосомные числа: $2n=56$, 63, 70. $2n=56$ определено у растений *P. nivea* с Баффиновой Земли (Dansereau a. Steiner, 1956), $2n=63$ найдено у гренландской популяции этого вида (Böcher a. Larsen, 1950) и, наконец, $2n=70$ обнаружено у образцов из Юго-Восточной Азии (Shimotomai, 1930; Sakai, 1934). Основываясь на приблизительном подсчете, сделанном Мюнцигом, Хультен (Hultén, 1945) высказал предположение, что у растений *P. nivea* из северной Скандинавии, откуда описан этот вид, $2n=56$. В то же время у целой серии образцов *P. nivea*, собранных нами в разных районах Северо-Востока СССР, неизменно определялось $2n=28$, причем среди этих растений имеются образцы, не относящиеся к var. *tomentosa*. Несомненно, 28-хромосомная раса *P. nivea* заслуживает тщательного изучения.

Potentilla uniflora Ledeb. № 65-152. $2n=28$. Щебнистый склон горы Тундровой, на осыпи. 18 VII 1965, П. Ж. и В. П. Для *P. uniflora* известно хромосомное число $2n=42$ (Соколовская и Стрелкова, 1960), а для близкого вида *P. vahliana* Lehm., иногда включаемого в состав *P. uniflora*, приводятся числа $2n=42$ (Jørgensen и др., 1958), $2n=49$ и $2n=56$ (Dansereau a. Steiner, 1956). У нескольких образцов *P. uniflora* из разных пунктов Чукотки мы нашли $2n=28$. Хромосомное число $2n=28$ сравнительно недавно было обнаружено у *P. ledebouriana* Porsild (Mulligan a. Porsild, 1969) — вида, являющегося, по мнению Порсилда (Porsild, 1951), тождественным *P. uniflora* Ledeb. В то же время сам Порсилд считает *P. ledebouriana* весьма критическим таксоном, и отождествление любой азиатской популяции, относящейся к комплексу *P. uniflora* Ledeb., с американской *P. ledebouriana* без должного изучения в данный момент не улучшит положения. Совершенно очевидно, что под широко трактуемой *P. uniflora* Ledeb. подразумевается довольно разнообразный материал, кариологическое изучение которого было бы весьма полезным.

Oxytropis tschuktschorum Jurtz. № C-69-846. $2n=32$. Редкотравные тундры на водоразделе р. Хищников и ручья Хрустального. 17 VIII 1969, В. П. Ранее растения, относящиеся к этому виду, определялись как *O. nigrescens* (Pall.) Fisch. (Жукова, 1965а, 1965б). Сейчас установлено, что настоящий *O. nigrescens* имеет $2n=16$ (Юрцев и Жукова, 1968) и ареал этого вида располагается западнее — от р. Алазеи на запад до низовий р. Енисея.

Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. s. l. № 63-73. $2n=28$. Щебнистый склон близ бухты Сомнительной. 4 VII 1965, П. Ж. и В. П. № 65-128. $2n=28$. Щебнистый южный склон горы Тундровой, 15 VII 1965, П. Ж. и В. П. Растения этого типа ранее определялись нами как *E. aretioides* (Cham.) DC. (Петровский, 1967), но при последующем изучении выяснилось, что образцы с о. Врангеля сильно отличаются от всех виденных нами *Eritrichium*, собранных в восточных районах Чукотки, в том числе и от тех, на базе которых сложилось представление об *E. aretioides* и *E. chamissonis* DC. (имеются в виду гербарные материалы по этим двум видам из района зал. св. Лаврентия, откуда описаны оба вида). Растения с о. Врангеля имеют плотное серебристо-белое опушение на листьях и цветоносах, образуемое плотно прижатыми, как правило, ориентиро-

ванными параллельно продольной оси листа (и цветоноса) волосками, обычно сохраняющимися и на прошлогодних листьях. Такой характер опушения не характерен ни для *E. aretioides*, ни для *E. chamissonis*. У растений с о. Врангеля диск орешка обычно покрыт более или менее многочисленными шипиками, что опять-таки не характерно для *E. aretioides*. У образцов *E. sericeum* из района Чаунской губы (о. Б. Раутан, пос. Аппельхино) хромосомное число $2n=28$, в то время как у чукотских растений из комплекса *E. aretioides*—*E. chamissonis* выявлены другие числа ($2n=20$ и $2n=48$).

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. № 65-126. $2n=48$. Дриадовая тундра на шлейфе горы Тундровой. 15 VII 1965, П. Ж. и В. П. № 69-111. $2n=48$. Речная терраса в верховьях р. Хищников. 12 VIII 1969, В. П. Большинство растений островной популяции *S. atropurpureus* заметно отличаются от растений этого вида из многих других пунктов арктической Сибири. Прежде всего обращает на себя внимание наличие у островных растений интенсивного белого паутинисто-войлочного опушения на нижней стороне (а в молодом возрасте — и на верхней стороне) листьев, а также на черешках листьев и цветоносах. Растения очень низкорослы, цветоносы при плодоношении редко превышают 10—12 см. Листочки обертки, как правило, обильно опушены многочленистыми волосками с пурпуровыми перегородками, что создает интенсивную пурпуровую окраску обертки. Цветочные корзинки почти всегда одиночные и в среднем крупнее, чем у растений с материка. Растения с рыжеватым опушением обертки и не имеющие опушения на листьях и цветоносах, весьма обычные на Чукотке, на острове встречаются чрезвычайно редко, но именно таков исследованный нами образец № 69-111.

Коротко резюмируя результаты проведенной работы, следует отметить, что, кроме определения хромосомных чисел у видов, ранее не исследованных в этом отношении, и обнаружения новых хромосомных чисел у растений, уже изучавшихся, полученные нами данные могут служить дополнительным ориентиром для дальнейшего изучения природы некоторых видов. Совершенно очевидно, что кариосистематическое исследование таких таксонов, как *Festuca rubra*, *F. vivipara*, *Salix polaris*, *Stellaria edwardsii*, *Saxifraga bronchialis*, *S. punctata*, *Potentilla nivea*, *P. uniflora*, *Eritrichium aretioides*, *Antennaria friesiana*, и родственных им видов крайне желательно. Не менее важным кажется нам и продолжение работ по кариологии многих видов *Poa*, *Calamagrostis*, *Papaver*, *Draba*, а также *Rumex graminifolius*, *Valeriana capitata*, *Arnica frigida*, *Nardosmia glacialis*, *Senecio resedifolius* и мн. др. Выполнение их не только возможно, но и значительно облегчено в связи с проводящимся в настоящее время кариологическим изучением флоры Чукотки, а также значительным прогрессом в изучении флор арктической и субарктической Америки.

ЛИТЕРАТУРА

- Жукова П. Г. (1965а). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. журн., 50, 7. — Жукова П. Г. (1965б). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. журн., 50, 9. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. журн., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. II. Бот. журн., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. журн., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. журн., 54, 12. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. журн., 52, 3. — Скворцов А. К. (1964). Род *Festuca* L. Арктическая флора СССР, 2. — Соколовская А. П. (1962). К вопросу о корреляции между числом хромосом и величиной пыльцевого зерна у видов диких растений. Тр. МОИП, 5, 5. — Соколовская А. П. (1968). Кариологическое исследование флоры Корякской земли. Бот. журн., 53, 1. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1938). Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21, 1—2. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Пед. инст. им. Герцена, 66. — Соколовская А. П.

и О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразийской Арктике. Бот. журн., 45, 3. — Цвелев Н. Н. (1964). Род *Poa* L. Арктическая флора СССР, 2. — Юрцев Б. А. и П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. журн., 53, 11. — Andersson N. (1858). Bidray till Kännendomen om de i Nordamerika förekommande pilartet (Salices). Öfvers. af. Köngl. Vet. Akad. Förhandl., XV. — Böcher T. W. a. K. Larsen. (1950). Chromosome numbers of some arctic or boreal flowering plants. Meddellels. Grönl., 147, 6. — Calder I. A. a. D. B. Savile. (1959). Studies in *Saxifragaceae*. II. *Saxifraga* sect. *Trachyphyllum* in North America. Brittonia, 11, 4. — Calder I. A. a. D. B. O. Savile. (1960). Studies in *Saxifragaceae*. III. *Saxifraga odontoloma* and *S. lyallii* and North American subspecies of *S. punctata*. Canad. Journ. Bot., 38. — Dansereau P., E. E. Steiner. (1956). Studien in *Potentillae* of high latitudes and altitudes. II. Central Baffin Island populations. Bull. Torrey Bot. Club, 83, 2. — Floderus B. (1926). On the *Salix*-flora of Kamtchatka. Arkiv f. Bot., 20A, 6. — Holmberg O. R. (1931). Skandnaviens flora. — Holmen K. (1952). Cytological studies in the flora of Peary Land, north Greenland. Meddelels. Grönl., 128, 5. — Hultén E. (1941—1950). Flora of Alaska and Yukon. I—X. — Hultén E. (1945). Studies in the *Potentilla nivea* group. Bot. Notiser 1945, 127. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. — Jørgensen C. A., Th. Sørensen a. M. Westergaard. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4. — Mosquin T. a. D. E. Hayley. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. Canad. Journ. Bot., 44, 9. — Mulligan G. A. a. A. E. Porsild. (1969). Chromosome numbers of some plants from the unglaciated central Yukon plateau, Canada. Canad. Journ. Bot., 47, 5. — Packer I. G. (1964). Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and Arctic plants. Canad. Journ. Bot., 42, 4. — Porsild A. E. (1943). Materials for a flora of the continental Northwest Territories of Canada. Sargentia, 4. — Porsild A. E. (1951). Botany of South-eastern Yukon adjacent to the Canol Road. Nat. Mus. Canada Bull., 135. — Porsild A. E. (1966). Contributions to the flora of Southwestern Yukon Territory. Nat. Mus. Canada, Bull. 216. — Rollins R. C. (1952). *Cardamine digitata* Richardson (*Cruciferae*). Rhodora, 54, 646. — Sakai K. (1934). Studies on the chromosome number in alpine plants. I. Japan. Journ. Genet., 9, 4. — Shimotomai N. (1930). Über die Chromosomenzahlen und die Phylogenie bei der Gattung *Potentilla*. Bot. Mag. (Tokyo), 44, 525. — Suda Y., G. W. Argus. (1969). Chromosome numbers of some North American Arctic and boreal *Salix*. Canad. Journ. Bot., 47, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VI 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : (084.4) 635.9

И. Я. Романов (художник); **П. Н. Иванов, А. Д. Голубкова, Е. Н. Зайцева, Е. А. Евтюхова** (авторы текста). **Цветы нашей Родины.** Редактор **Н. П. Стрельцова.** Оформление художника **И. С. Маликовой.** Художественный редактор **И. Л. Бондарчук.** Технический редактор **А. П. Арцыбашева.** Изд. «Колос», М., 1969, 168 стр. с илл.

**Z. T. ARTIUSHENKO, T. S. MATVEYEVÀ, O. M. POLETIKO,
G. I. RODIONENKO AND S. G. SAAKOV (A REVIEW). I. Ja. ROMANOV,
P. N. IVANOV, A. D. GOLUBKOVA, E. N. ZAYTZEVA AND E. A. YEVTIUKHOVA.
THE FLOWERS OF OUR NATIVE LAND, 1969**

Потребность в литературе по декоративному садоводству и цветоводству, особенно в книгах, снабженных цветными иллюстрациями, общеизвестна. Тем досаднее, когда столь необходимая долгожданная книга оказывается неудачной, не соответствующей своему назначению. Именно такова книга-альбом, носящая громкое название «Цветы нашей Родины», появившаяся в продаже в 1970 г.

В предисловии, подписанном **П. Н. Ивановым** (председателем научной секции садоводства и цветоводства Московского Дома ученых Академии наук СССР, он же один из авторов альбома) о назначении книги сказано, что альбом «может служить руководством и учебно-наглядным пособием для специалистов-цветоводов научно-исследовательских учреждений, ботанических садов, опытных селекционных станций, цветоводов-любителей, практиков декоративного садоводства, художников прикладного искусства, юных натуралистов».

Альбом можно использовать в преподавательской работе высших учебных заведений, ботанических кафедр университетов, педагогических и сельскохозяйственных институтов по курсам селекции, цветоводства и озеленения.

Рисунки цветов природной флоры дополняют и обогащают альбом, делая его полезным пособием для преподавателей ботаники в средних школах, а в семье окажут хорошую услугу в эстетическом воспитании детей, помогут привить любовь к родной природе».

То же примерно отмечено и в аннотации к книге.

Таковы широкие и весьма ответственные установки, из которых исходили составители альбома, являющиеся (как указано в предисловии, стр. 4) сотрудниками очень авторитетных научных учреждений и общественных организаций (Все-союзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, Главного ботанического сада Академии наук СССР, научной секции цветоводства Московского Дома ученых Академии наук СССР, подсекции цветоводства Московского общества испытателей природы при МГУ им. М. В. Ломоносова).

Объем рецензируемой книги — 168 стр. большого формата (20×26 см). Альбом содержит 113 таблиц цветных рисунков с изображением 92 сортов декоративных растений отечественной селекции (нарциссов — 7 сортов, тюльпанов — 11, лилий — 10 сортов, форм и гибридов; роз — 15 сортов; чубушника — 3 сорта; ирисов — 5; пионов — 5; дельфиниумов — 6; флоксов — 13; георгинов — 9 и гладиолусов — 8 сортов) и 29 видов растений природной флоры. Текст — 39 стр.

Наиболее важными вопросами, требующими анализа, являются, конечно, подбор растений для иллюстраций и качество их изображения.

Подбор сортов следует признать в значительной мере неудачным, не отражающим современного состояния и размаха отечественной селекционной работы по целому ряду групп растений. Изображено довольно много устаревших сортов, стоящих ниже современного мирового стандарта, как например сорта ирисов, некоторые сорта роз (Азлита и др.), сорта георгинов (За мир, Колхозница, Солист — с гигантскими цветочными, которые в настоящее время значительно меньше ценятся, чем изящные георгины группы кактусовых или хризантемовидных), и т. д. Узок круг селекционеров, сорта которых представлены в альбоме, особенно по флоксам, гладиолусам, георгинам.

В то же время многие высокоценные новейшие работы селекционеров не показаны. Так, например, нет ни одного сорта роз селекционера **К. Л. Сушкова** (Алма-Ата), ни одного сорта георгина селекционера **К. К. Рукса** (Рига), ни одного сорта лилий широкоизвестного селекционера **В. П. Орехова** (Екабпилс, Латвийская ССР), не показан и ряд других достижений отечественной селекции.

Изображенные в альбоме сорта датируются 1934—1959 гг., т. е. самому молодому сорту 11 лет, а самому старому (не считая лилии Фиалковая) — 36 лет. Несомненно есть хорошие сорта, живущие десятилетиями, но ведь не о них основная речь, а о «новом селекционном сортовом материале», как сказано в аннотации к альбому. Если для роз, пионов и для луковичных растений допустим такой возраст «новинок», то уж для быстротечного ассортимента присов, гладиолусов, а особенно для георгин и флоксов это никак не годится. Более новые высококачественные сорта есть несомненно и в государственном сортоиспытании.

В предисловии (стр. 4) сказано, что «почти все сорта, включенные в настоящий альбом, приняты на государственное испытание. На многие из них уже выданы авторские свидетельства». Следовало обязательно указать, какие именно сорта успешно прошли государственное сортоиспытание и для каких районов они рекомендованы.

Совершенно разочаровывает подбор растений природной флоры. Это какой-то случайный, хаотический, не пронизанный никакой идеей конгломерат видов, не дающий ни малейшего представления о красоте отечественной флоры и богатстве ее декоративными растениями. Общее познавательное значение этого раздела иллюстраций весьма сомнительно.

Некоторые изображенные здесь растения малоинтересны для цветоводства и декоративного садоводства (дрема белая, коровяк фиолетовый и др.), а присутствие здесь полупаразита марьянника совершенно излишне. Вместе с тем отсутствуют изображения многих прекрасных растений, играющих огромную роль в мировой селекции и являющихся гордостью нашей отечественной флоры (виды среднеазиатских тюльпанов, присов, красоднева и др.), а дикорастущие виды лилий помещены почему-то в разделе сортов.

Возникает вопрос, почему в альбоме представлен такой малоудовлетворительный набор сортов и видов растений? Ответ напрашивается только один: по-видимому, составители альбома не создали его по заранее разработанному плану, а приспособили его содержание к тем иллюстрациям, которые имелись уже наготове в портфеле художника И. Я. Романова. В итоге получился персональный альбом рисунков И. Я. Романова, а декларации, изложенные в аннотации и предисловии, повисли в воздухе.

Если подбор иллюстраций вызывает значительные возражения, то качество их ниже всякой критики.

Следует начать с того, что в наше время сорта растений не рекомендуется рисовать, а лучше давать их хорошие цветные фотографии; таким образом достигается достаточная документальная точность при значительно большей экономичности. А уж если давать рисунки, то они должны быть абсолютно безукоризненными, строго научными и высокохудожественными. К сожалению, этого никак нельзя сказать о рисунках И. Я. Романова. Они неточны, ненаучны, нехудожественны ни по композиции, ни по краскам, ни по подбору фонов; в них не отображена специфика сортов и видов, не соблюдена и смазана форма растений, искажены детали, абсолютно не передана фактура; рисунки плоски и невыразительны, они никак не могут привить кому бы то ни было художественный вкус.

В случае неудачных иллюстраций обычно любят сваливать вину на полиграфию. И в данном случае можно допустить, что доля вины, особенно в правильном отображении окрасок, лежит на полиграфистах. Однако никакая полиграфия не может нести ответственность за содержание рисунков, за их научную достоверность и художественную ценность. За это отвечает художник, а также авторы альбома, некритически подошедшие к подбору иллюстраций.

Особенно плохи рисунки сортов пионов и роз; так, например, на стр. 83 (пион сорт Карнавал) и на стр. 86 (пион сорт Белый Парус) рисунки больше напоминают помпоны на вязаных шапочках, чем цветки; да и другие пионы изображены не многим лучше. Что касается роз, то просто обидно смотреть на беспомощные лубочные рисунки, которые должны воспроизводить красоту «царицы цветов», а сортовые особенности роз (форма бутона и раскрытого цветка, расположение цветков и т. д.) совершенно смазаны. Не похожи на себя ни сорта гладиолусов, ни дельфиниумы, ни флоксы, ни георгины, ни многие другие.

Особо следует сказать об иллюстрациях сортов тюльпана; их всего 11, из них 7 сортов селекции З. П. Бочанцевой и 4 сорта селекции З. И. Лучник. В том виде, как эти сорта изображены на таблицах (стр. 18—28), они представляют собой селекционный брак и позорят имена селекционеров. Такие рисунки помещать в альбоме сортов недопустимо. Дело в том, что, помимо формы, размера и окраски околоцветника, важнейшим признаком сорта тюльпана является прямизна цветоноса. Сорт с искривленным цветоносом — это брак. А на рисунках Романова у всех сортов тюльпана цветоносы дуговидно приподнимающиеся или волнисто изогнутые. Кроме того, почти все сорта отвратительной грязной окраски. В то же время имеется книга З. П. Бочанцевой «Новые сорта тюльпанов», изданная в Ташкенте в 1969 г. Там опубликованы прекрасно выполненные и хорошо переданные в печати цветные рисунки некоторых сортов ее селекции. Среди них, правда, только один сорт «Врубель», совпадает с сортами, изображенными у Романова, но и этого достаточно: ни по форме, ни по окраске околоцветника «Врубель» на рисунке Романова не имеет ничего общего с подлинным сортом в книге Бочанцевой, и цветонос у ташкентского «Врубеля» прямой. Искажены также рисунки сортов селекции З. И. Лучник.

Много погрешностей и в рисунках второго раздела книги (Дикорастущие растения). Так, например, на стр. 134 изображен не пион Виттмана (как сказано в подписи), а скорее пион Стевена, у которого именно слабо раскрыт цветок, тогда как у пиона Виттмана он широко раскрыт (см. статью Л. М. Кемудария-Натадзе «Кавказские представители рода *Paeonia* L. Труды Тбилисского ботанического сада, серия II, том XXI, стр. 3—51). Как на этом рисунке, так и на рисунках других видов пиона (стр. 135—141) вместо завязей и рылец изображены какие-то непонятные крапинки и пятна. Между тем окраска этих органов (наряду с их опушением) является для пиона важным диагностическим признаком. Лепестки пиона молочноцветкового имеют совсем иную форму, чем указано на рисунке (стр. 135) и т. д. На стр. 44 изображена какая-то лилия, которая ни по форме, ни по окраске не соответствует лилии даурской, как гласит подпись.

Многие иллюстрации из этого раздела альбома имеют вид не ботанического рисунка, а slashовой открытки со свойственной открыткам вольностью изображения (стр. 130, 131, 132, 145, 149). Ряд этих рисунков действительно фигурировал уже в качестве поздравительных открыток, но стиль их не подходит для издания, претендующего на научно-познавательное значение. На стр. 153 подпись под рисунком гласит: девясил железистый, а на самом деле, помимо двух соцветий девясил, на рисунке изображено еще три соцветия какого-то василька.

Отметим также, что иллюстрации размещены крайне неэкономно, большей частью по одному сорту или виду на большой таблице. При рациональном использовании места, особенно при современных приемах расположения цветных фотографий, можно было значительно увеличить объем информации при том же листаже книги.

Что касается текстового сопровождения к таблицам, то в ботанических характеристиках родов, видов и сортов нет необходимого единообразия, терминология использована очень небрежно, а в ряде случаев просто безграмотна; имеются ошибки и нечеткость в номенклатуре и в данных о географическом распространении растений. Приведем некоторые примеры. Указывая на принадлежность приводимых в книге родов к тому или иному семейству, авторы пишут: «Нарциссы — луковичные растения, относящиеся к семейству амариллисовых...», «Все виды роз относятся к ботаническому семейству розоцветных...», «Пион — травянистое или древовидное растение из семейства лютиковых...», «Ирисы — многолетние корневищные растения, относятся к семейству касатиковых...», «Гладиолусы относятся к семейству ирисовых...». Комментарии, как говорится, излишни.

Несколько примеров описания луковичы: для нарцисса (стр. 6) — «Луковица многолетняя, пленчатая с многочисленными запасными и старыми сухими кроющими чешуями»; для тюльпана (стр. 16) — «Луковица тюльпана представляет собой видоизмененный стебель. Ее основанием служит укороченный широк и плотный побег, называемый донцем. От него вниз отходят придаточные корни, а вверх развиваются чешуи, в которых откладываются запасы питательных веществ и влаги. Луковица растет в объеме за счет увеличения количества и размера сочных чешуй. В период вегетации в пазухе чешуй образуются „дочерние“ луковичы, причем самая крупная из них называется замещающей»; для лилий (стр. 30) — «Луковица многолетняя, имеет черепитчатое строение, состоит из мясистых чешуй (видоизмененных низовых листьев). Луковичы различаются по размерам и имеют различный тип строения: корневищный, столонный и ложностолонный. Основная, многолетняя корневая система лилий образуется из донца луковичы».

Что может понять неискушенный читатель в этом нагромождении терминов, представлений и взаимно исключающих положений, которые преподносятся ему вместо стройной системы, трактующей о луковиче как о видоизмененном побеге (а не стебле), лишь модифицированной определенным образом в той или иной группе растений.

В описаниях сортов нарцисса (стр. 154) указано: «доли околоцветника...», но у сорта Памяти Алферова вдруг возникает «диаметр венчика...». В описании рода лилия (стр. 30) указано: «...листочек околоцветника...», то же на стр. 156 у сортов Фиалковая, Сестрорецкая, Памяти Матросова, Московская и у лилии Великолепной красной, но у лилий Великолепной белой и Великолепной розовой — «...доли околоцветника», а у лилии тонколистной оказались «цветки... с сильно загнутыми лепестками» (стр. 157).

Та же терминологическая путаница при описании цветка у ирисов, гладиолусов, тюльпанов. Почему допущен такой разноречивый, дезориентирующий читателей?

На стр. 159 в описании сорта чубушника Никитский Юбилейный написано: «Цветочная кисть на побеге состоит из пяти соцветий. Цветки снежно-белые... собраны по 7—9 в соцветия». Известно, что кисть — определенный тип простого соцветия и не может в свою очередь состоять из соцветий. Схематические рисунки основных типов соцветий есть во всех учебниках ботаники и во многих определениях. Недопустимо вносить путаницу в такие понятия.

На стр. 66 в родовой характеристике чубушника соцветия описаны правильно, но зато о листьях сказано, что они «иногда редко и неглубоко зазубренные». Край листа может быть зубчатым, пильчатым, городчатым, но термин «зубчатый» здесь не применяется.

На стр. 80 в характеристике рода пион читаем: «У дикорастущих видов пионов цветки не махровые, красные, розовые, белые, очень редко желтые с шестью широкими чашевидными лепестками». Известно, что у пионов неустойчивое число ле-

пестков в цветке (5—8), однако никогда речь не шла о шести лепестках, как о чем-то характерном для представителей этого рода.

Есть в книге ошибки и небрежности и в указаниях на географическое распространение растений и число видов в роде. Так, например, в характеристике рода гладиолус (стр. 118) сказано: «Родина их Южная Африка»; авторы, очевидно, забыли о том, что в СССР произрастает около 10 видов гладиолусов, что они встречаются и в Средиземноморье. Правда, в селекции использовались южноафриканские виды, но об этом следовало сказать. Указание на то, что в СССР 4 вида нарцисса — неточно; известен всего один дикорастущий вид в Закарпатье, остальные — одичавшие. Пионов насчитывается сейчас не около 20, а свыше 30 видов. Ограничимся этими примерами.

Номенклатура сортов и видов далеко не всегда правильна и выдержана. Так, например, следует писать лилия пятнистая — *Lilium maculatum* Thunb., а не лилия Тунберга — *L. thunbergii* Schultes (стр. 155 и 32). Пион молочноцветковый правильно назван на стр. 165 и 135 и неправильно (белоцветковый) на стр. 80. Сорт розы *Crimson Glory* (стр. 157) правильно наименован в описании сорта Розовая Жемчужина и неправильно (*Krimson Glory*) в описаниях сортов Красавица Фестиваля и Василиса Прекрасная. На стр. 159 в описании сорта чубушника Поселок Мирный упоминается сорт *Mer de Glas*, по-видимому, это должно быть *Mer de Glace*. Есть ошибки и неточности в наименовании и написании ряда других видов и сортов.

Не касаясь подробно вопросов агротехники, хотелось бы только отметить, что и в этом разделе есть ряд неправильностей и неточностей, как например рекомендация ежегодной (как можно понять из текста) выкопки луковиц нарцисса (стр. 7), как категорическое указание на высокую зимостойкость ирисов (стр. 72), без дифференциации видов и сортов, что совершенно неправильно и может привести к большим просчетам при их культивировании, и т. д.

Подытоживая сказанное, можно констатировать, что, к сожалению, ни один пункт из обещанного в аннотации и в предисловии составителями альбома не выполнен. Альбом не может быть полезен ни студентам, ни практикам, ни любителям, ни юннатам, ни художникам, ни тем более специалистам.

Напрашивается вопрос, кого и чему может научить этот альбом, какова его воспитательная роль? Ответ может быть только один — альбом получился неудачным и он, в сущности, ни для кого не нужен. Хуже того, он дезориентирует читателей и способствует развитию плохого вкуса, а между тем тираж альбома огромен (300 000 экз.), его объем более 18 учетно-издательских листов, что составляет свыше 5 млн учетно-издательских листов хорошей бумаги, а вес всей этой продукции — десятки тонн, требующих соответствующих перевозок.

Стоимость альбома 3 руб. 29 коп., и читатели должны затратить на приобретение этого издания (если весь тираж будет распродан) около миллиона рублей.

В предисловии к альбому имеется ссылка на XXIII съезд КПСС и поставленные им задачи по подъему экономики, культуры и улучшению материальных условий жизни советских людей. Все это абсолютно правильно, но составители альбома, видимо, забыли о том, что съезд партии и все последующие Пленумы ЦК КПСС ориентируют на неукоснительный подъем качества любой продукции при одновременном соблюдении всемерной экономии. Эти-то указания и оказались в данном случае невыполненными.

Полнейшее недоумение вызывает у нас поэтому позиция рецензентов альбома, давших ему путевку в жизнь и несущих вместе с авторами ответственность за это издание. Весьма слабой оказалась и роль редактора.

Совершенно недопустимо было тратить время, силы, средства и массу бумаги на антихудожественную книгу, искажающую научную и практическую сторону отечественной селекции декоративных растений. Никому не может быть дозволено санкционировать подобные издания. За счет этого неудачного альбома можно было выпустить другие нужные и полноценные книги, в том числе, конечно, и по декоративным растениям.

Однако книга издана и первая партия тиража (65 тыс. экз.) поступила в продажу. Остается одно — предотвратить, если это возможно, дальнейшее печатание и распространение плохого альбома.

З. Т. Артюшенко, Т. С. Матвеева, О. М. Полетико,
Г. И. Родионенко и С. Г. Сааков.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Kurt Hueck. Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. (422 SS., 253 Abbildungen im Text) Veb Gustav Fischer Verlag — Jena 1966; Gustav Fischer Verlag — Stuttgart 1966. (Курт Хюк. Леса Южной Америки. Экология, строение и хозяйственное значение)

A. I. TOLMATSHEV (A REVIEW). KURT HUECK. DIE WÄLDER SÜDAMERIKAS, ÖKOLOGIE, ZUSAMMENSETZUNG UND WIRTSCHAFTLICHE BEDEUTUNG. 1966

Рецензируемая книга покойного мюнхенского профессора Хюка входит в состав серии монографий о растительности отдельных крупных областей земного шара, издаваемых под общей редакцией Г. Вальтера и выпускаемых в свет параллельно одноименными издательствами ГДР и ФРГ. Внимание автора монографии сосредоточено на лесной растительности Южной Америки (включая редколесья и так называемые саванновые леса), а характер изложения материала приурочен именно к задачам описания лесов как с ботанической, так в немалой степени и с лесохозяйственной точки зрения. В целом, однако, монография Хюка дает довольно полное впечатление о растительности Южноамериканского материка вообще, так как облесенность его весьма значительна, безлесные пространства занимают ограниченную площадь, да и их характеристике автор все же уделяет некоторое внимание. Наличие этих безлесных пространств, занимаемая которыми полоса суши вытянута в общем с северо-запада на юго-восток, позволяет автору разграничить все лесные области Южной Америки на две части — северные леса (=леса Неотропики) и южные леса, занимающие, соответственно, пространства к северу и северо-востоку от безлесных ландшафтов тихоокеанского побережья тропической Южной Америки и от Аргентинской пампы, и к югу и юго-западу от последней. Заметим, что это разграничение чисто географическое, не имеющее ни типологического, ни строго фитогеографического значения, ибо некоторая часть «южных» лесов во флористическом отношении бесспорно относится к Неотропике, некоторые же типы «северных» лесов проявляют в своем составе и строении древостоев черты, для Неотропики определенно нехарактерные.

Облесенные пространства Южной Америки подразделяются автором на 40 лесорастительных областей, 34 из них относятся к группе «северных», 6 — к группе «южных» лесов. В пределах этих широких объединений иногда выделяются подчиненные группы областей, которым дается некоторая общая характеристика. Так, области 1—14 объединяются общим обозначением «Леса Амазонки и Ориноко», области 15—17 — как «Лесные области восточного склона Анд», области 23—24 — как «Лесные области Чако и его окраин», области 36—40 — как «Южноандийские леса» и т. д. Но такого рода группировка областей проводится не везде и не всегда сопровождается обобщенной характеристикой всей группы объединяемых областей. В основном описание растительности (лесов) проводится в узорегиональном плане, по каждой из 40 выделенных областей в отдельности, в ряде случаев — со сравнительными ссылками на данные, приведенные в отношении ранее описанной смежной области.

Безусловно ценно то, что, характеризуя основные типы лесной растительности каждой из областей как таковой, автор дает нам посредством конкретных региональных описаний представление о громадном многообразии лесной растительности Южной Америки, освещает самобытные черты каждой существенной части ее лесопокрытого пространства. Ведь если мы уже привыкли к восприятию самобытности лесной растительности различных частей нашей страны, вообще-то менее дифференцированной и менее разнообразной, чем леса Южной Америки, то в приложении к последним для нас еще привычны сугубо общие характеристики, хотя и дающие относительно правильное представление о главнейших особенностях наиболее широко распространенных их вариантов, но не раскрывающие многообразия регионально ограниченных проявлений закономерностей более общего характера. И наши знания, несомненно, существенно обогащаются чтением раздельных описаний, посвященных более ограниченному, конкретному ботаникогеографическим комплексам.

Наряду с этим сосредоточение внимания на многочисленных деталях узорегионального значения отчасти затрудняет ориентировку в более общих закономерностях строения и размещения лесов Южной Америки. От автора, владеющего материалами по лесам всего материка, хотелось бы получить — не в ущерб освещению важных для специалиста деталей — более широкие ботаникогеографические обобщения, выделение и выдвижение на первый план того существеннейшего, что характеризует растительный покров обширных областей. Практически, с такого рода обобщениями мы встречаемся в рассматриваемой книге нечасто: описательный материал, дифференцированный по отдельным «областям» (напомним, 40 лесорастительных областей в пределах Южной Америки!), резко преобладает. В известных случаях элементы характеристики растительности смежных областей неизбежно отчасти повторяют друг друга, чего можно было избежать, предположив некоторые общие сведения, характеризующие группы близких областей. То, что в известной степени сделано (на стр. 4—13) в начале раздела книги,

посвященного лесам Амазонки и Ориноко, заслуживало бы более широкого применения.

Что касается изложения основного описательного материала, то все региональные описания построены более или менее единообразно. Характеристика каждой лесорастительной области начинается с описания ее физико-географических, в частности климатических условий. Последние освещаются в меру возможного на базе использования новейших материалов сети метеорологических станций, все еще недостаточно развитой в большинстве стран Южной Америки. Кое-что подкрепляется данными глазомерных наблюдений, в частности над изменениями условий, наблюдаемыми при подъеме в горы. Вслед за описанием условий перечисляются основные типы растительности, свойственные данной области. Каждый тип растительности характеризуется в отношении флористического состава, строения древостоя и подчиненных ярусов, варьирования основных показателей в связи с изменениями условий. Описания четкие, насыщенные обильным фактическим материалом. Если область горная, то особо освещается высотная дифференциация растительности. После ее типологического освещения дается обзор хозяйственно важных древесных пород и данные о современном состоянии хозяйственного использования лесов. Эти данные представляют большой интерес. Заслуживает внимания, в частности, что в подавляющей массе случаев использование лесов сводится к выборочному использованию отдельных видов деревьев. Соответственно этому и хозяйственное значение лесного сообщества определяется не мощностью древостоя в целом, а степенью его насыщенности отдельными, нередко встречающимися лишь рассеянно компонентами ценоза. С этим связано и то, что основные особенности строения и состава многих типов леса подвергаются в процессе использования лесов лишь незначительному изменению. Вместе с тем при большом сходстве экологии и облика многих древесных пород выборочное использование части их (определяемое хозяйственной ценностью отдельных пород) не вызывает существенных изменений в облике фитоценоза, хотя и отражается на количественных соотношениях между его компонентами.

Каждая глава, посвященная отдельной лесорастительной области, завершается краткими ссылками на литературные источники, полный перечень которых дается в библиографическом приложении в конце книги.

Едва ли оправдалась бы попытка пересказа содержания глав книги по отдельности. Отметим, однако, что общий «объем информации», даваемой в ее описательной части, чрезвычайно велик. Широкими обобщениями книга, напротив, не богата. Некоторые положения выявляются, однако, достаточно отчетливо, хотя не всегда выпячиваются самим автором.

При изложении данных о влажности тропических лесах Амазонской низменности автор указывает на неправильность некоторых распространенных представлений об особой мощности древостоев тропического леса. Фактически они в целом действительно более высоки, чем таковые основных типов европейских лесов. Но превосходство их высоты незначительно. Высоты основного полога в 30—35 м являются правилом. Правда, над этим уровнем возвышаются вкрапленные в древостой в большем или меньшем количестве деревья-гиганты, достигающие 45—50—55 м, обладающие очень мощными стволами, часто подпираемыми досковидными корнями-контрфорсами. Но, являясь одним из характерных компонентов влажного тропического леса, эти деревья не представляют основы его древостоя. Господствующие же породы-лесообразователи отличаются в массе незначительной толщиной стволов и ограниченной по размерам, высоко поднятой кроной. В целом по массе древесины тропический лес уступает мощнейшим хвойным лесам северного полушария, особенно запада Северной Америки, эвкалиптовым лесам Австралии, да и буковым лесам северной части лесной области Чили. Заметим, что сравнение было бы и в пользу наших темнохвойных лесов Кавказа.

В отношении систематического состава древостоев тропического леса общим правилом является полидоминантность или отсутствие преобладания в составе древостоя каких-либо отдельных видов. Для систематической структуры лесов низких гипсометрических уровней характерна почти повсеместно констатируемая ведущая роль представителей *Leguminosae*, многочисленных и в отношении родового и видового состава, и в отношении обилия отдельных видов. Бывает и так, что отдельные виды *Leguminosae* занимают в древостое преобладающее положение. Эти черты систематической структуры влажных тропических лесов Южной Америки сближают их с подобными по облику и по условиям существования лесами тропической Западной Африки. Но общность этих черт сочетается с резкой родовой дифференциацией древесных пород, в подавляющей массе случаев принадлежащих, поскольку это относится к Южной Америке, к специфическим неотропическим родам.

По интенсивности проявлений растительной жизни с тропическими лесами жарких и влажных равнин могут соперничать леса умеренно возвышающихся над ними, но уже не столь жарких, горных склонов, в частности обильно увлажненных восточных склонов Анд. Но систематический состав этих лесов, при сохранении принципа полидоминантности, существенно иной. Выделяется, в частности, богатство их разнообразными представителями *Lauraceae*, *Myrtaceae* и др. Общей чертой лесов равнин и низкогорья является богатство эпифитами, в том числе специфическими для Неотропики видами *Bromeliaceae*.

Широко распространенное мнение, отражаемое многими описаниями, что тропический лес беден цветами, не соответствует действительности. В отличие от

общезвестного богатства цветами напочвенного покрова широколиственных лесов умеренного пояса, под пологом тропического леса цветов видно действительно мало. Но они в изобилии украшают высоко поднятые кроны деревьев и цветущие на большой высоте над почвой, вне поля зрения пешехода, лианы. Особенно же при взгляде сверху, с самолета, создается — в противовес традиционному утверждению — впечатление о богатстве, яркости и пестроте цветочного «оформления» тропического леса.

Как известно, влажные тропические леса как тип растительности приурочены к пространствам, где устойчивые и высокие температуры сочетаются с годичным количеством осадков выше 1500—2000 мм, при достаточной равномерности их выпадения. Повышение количества осадков до величин порядка 2500—3000 мм способствует развитию богатства лесов. Однако реакция растительности на дальнейшее увеличение влагообеспеченности оказывается не резкой. В частности, если годовые суммы осадков при полном отсутствии засушливого периода и устойчивости высоких температур (порядка 26—27°) достигают 6000, даже 10 000 мм (как это имеет место на внешнем по отношению к океану склоне Анд у побережья Колумбии), эта «сверхобеспеченность» влагой не находит отражения в каких-либо принципиальных изменениях лесотипологического характера: особых типов леса, существенно отличных от тропических лесов «нормального» увлажнения, не формируется, количественная же реакция древостоя и других ярусов ценоза на отмеченное, сугубо значительное изменение одного из основных условий существования влажно-тропического леса весьма ограничена — избыток осадков кажется лишним для растительности.

Немало внимания автор уделяет так называемым сухим лесам и богатым древесным компонентам саваннам Южной Америки. Не только «белолесия» (*saatinga*) северо-восточной Бразилии, но и кампосы большей части Бразильского плато и растительные формации области Чако рассматриваются в ряду лесных типов растительности. И общее впечатление о высокой лесистости Южноамериканского материка закрепляется изучением описаний конкретной лесорастительной обстановки всех крайне многообразных в деталях его частей. Заслуживает быть подчеркнутым, что и лесные формации разной степени сухости проявляют на всем протяжении Южной Америки большое флористическое своеобразие.

Большой интерес для советского читателя несомненно представят главы книги, посвященные лесам субтропических и умеренных широт Южной Америки. В числе их южнобразильские леса из *Araucaria angustifolia* и *Podocarpus lambertii* с примесью видов *Phoebe*, *Nectandra*, *Cedrela*, *Ilex* и др. и довольно богатым подлеском; субтропические невысокорослые леса Чили; пестрый по составу, неотропический в систематическом плане, «вальдивийский» вечнозеленый лес; в известной степени сходные с европейскими буковыми лесами, но более мощные, южноандийские леса из *Nothofagus obliqua* и *N. procera*; наконец, вечнозеленые, в известной степени сближающиеся с тропическими и субтропическими лесами, но менее богатые и очень специфические по своему систематическому составу субантарктические леса патагонско-магеллановской области. Мы не пытаемся пересказывать содержание соответствующих глав, но подчеркиваем большое его значение в плане сравнительного изучения различных вариантов, в частности нетропической лесной растительности и в плане анализа возможных условий развития высокоширотных лесов мпунувших эпох геологической истории.

В качестве «Добавления» текст книги завершает небольшой (16 страниц) раздел, посвященный безлесным и бедным лесами ландшафтам Южной Америки — от оринских лысно до холодных «степей» Патагонии и андийских páramos.

Книга проф. Хюка богато иллюстрирована. В ней много поучительных графиков, отражающих, в частности, климатические показатели для ряда районов, а также распределение растительных формаций по сложному профилю горных склонов, главным образом возвышенностей запада Южной Америки в связи с направлением ветров и изменениями режима осадков. Есть несколько интересных карт (например, карта распределения араукариевых лесов в Бразилии). Богато представлены фотоиллюстрации, воспроизводящие многообразие ландшафтов и различные структурные особенности лесных формаций Южной Америки. Большинство фотографий — личные снимки автора книги. Особенно хочется отметить ценность внешне очень скромной карты лесорастительного районирования Южной Америки (фиг. 2 на стр. 3), представляющей схему расчленения материка на 40 лесорастительных областей и 9 безлесных и бедных лесами районов. Карта эта впервые дает детально разработанное графически представление о пространственной дифференциации лесных ландшафтов всей Южной Америки.

В целом книга К. Хюка — ценный вклад в литературу о растительности земного шара. Она достойна внимания всех советских ботаников и лесоводов, интересующихся, в частности, вопросами изучения растительности тропиков, а равно широкими ботаникогеографическими проблемами, для разработки которых умело сделанный свод богатейшего фактического материала представляет ценнейшее пособие. В определенной степени книга может служить и справочником о хозяйственно ценных древесных породах южноамериканского материка и их распределении в его пределах.

А. И. Толмачев.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.9

ПАМЯТИ ПОВИЛАСА ПЕТРОВИЧА СНАРСКИСА (26 VIII 1889—17 XI 1969)

V. K. GALINIS AND I. V. SHARKINIE NE. TO THE MEMORY OF PAVILAS PETROVICH SNARSKIS. (AUGUST 26, 1889 — NOVEMBER 17, 1969)

17 ноября 1969 г. после тяжелой и продолжительной болезни скончался известный ботаник Литовской ССР, долголетний профессор Вильнюсского университета им. В. Капсукаса и Вильнюсского педагогического института, доктор биологических наук, заслуженный деятель науки Литовской ССР, лауреат республиканской премии Повилас Петрович Снарскис. Коллектив ботаников Литовской ССР потерял деятельного ученого, прекрасного знатока литовской флоры и образцового педагога.

П. П. Снарскис родился 26 августа 1889 г. в дер. Швобишкис Линкувской волости Паневежского уезда (в настоящее время Пасвальский р-н) в семье малоземельных крестьян. В 1906 г. он окончил Ионишкельское сельскохозяйственное училище, а через год поступил в Паневежскую учительскую семинарию, образование в которой завершил в 1910 г. В 1905 г. учащиеся Ионишкельского сельскохозяйственного училища печатали и распространяли прокламации; в этом принимал участие и П. П. Снарскис. Окончив семинарию, он несколько лет преподавал в начальных школах, а летние каникулы в 1911—1914 гг. проводил в Петербурге у своих братьев — петербургских рабочих, причем несколько месяцев сам работал на фабрике, где познакомился с революционерами. Учебные годы в Ионишкелесе и работа в Петербурге имели большое значение в формировании передовых взглядов Снарскиса.

Во время первой мировой войны П. П. Снарскис был мобилизован и прослужил в армии до 1917 г. В 1915 г. он был временно освобожден из армии для поправки здоровья и около 5 месяцев преподавал в начальной школе в станице Черниговской Кубанской области. В 1918 г. Снарскис вернулся в Литву, в январе 1919 г. был назначен заведующим начальной школой в Пабирге, в 1920—1925 гг. учительствовал в Ионишкельской сельскохозяйственной школе.

В 1924 г. Снарскис поступил в Литовский университет (Каунас) на биологическое отделение математико-естественного факультета, который окончил в 1929 г. С января 1930 г. он получил место учителя в Клайпеде в литовской гимназии, где и работал до немецкой оккупации; с 1935 г. он совмещал работу в гимназии с должностью лектора Клайпедского торгового института; в 1939 г. гимназия была переведена в Палангу.

В свободное от педагогической работы время П. П. Снарскис много путешествовал, изучая флору Литвы и всей Прибалтики. В июне 1940 г. в Каунасском университете он успешно защитил диссертацию на тему «Манжетки (*Alchemilla*) Литвы и их распространение» и был удостоен степени доктора естественных наук.

С 1939 г. Снарскис активно участвовал в работе ботанической секции Биологического общества литовских учителей и был членом правления этой секции. На съезде учителей он поднял вопрос о реформе программ биологических наук в средней школе и составил проект программы по химии.

Жизнь П. П. Снарскиса в советское время связана с высшей школой. В августе 1940 г. он был приглашен на работу в Вильнюсский учительский институт и одновременно в ноябре того же года был назначен адъюнктом, а с декабря — доцентом математико-естественного факультета Вильнюсского университета.

Во время немецкой оккупации Снарскис был оставлен в университете только внештатным доцентом, а позже был уволен. Вскоре после закрытия немцами захватчиками всех высших школ в Вильнюсе он заболел и до освобождения Литвы Советской Армией лечился в разных больницах.

В октябре 1944 г. П. П. Снарскис снова вернулся в Вильнюсский университет и был назначен заведующим кафедрой систематики высших растений. В 1947 г. ВАК присвоила ему ученую степень доктора биологических наук и звание профессора. С 1945 г. Снарскис также работал и в Вильнюсском педагогическом институте — заведовал там кафедрой ботаники и исполнял обязанности декана факультета естественных наук, а в 1947—1952 гг. — профессора кафедры.

В 1948 г. с образованием в Вильнюсском университете кафедры дарвинизма и генетики П. П. Снарскис был назначен заведующим этой кафедрой. В 1963 г.,

в связи с преклонным возрастом, он отказался от обязанностей заведующего кафедрой и стал профессором кафедры биохимии, биофизики и генетики. Из-за пошатнувшегося здоровья в 1967 г. П. П. Снарскис ушел на пенсию, но продолжал вести научно-исследовательскую работу, руководил аспирантами, консультировал, выполнял обязанности члена ученого совета естественного факультета университета. С 1968 г. он работал в Вильнюсском педагогическом институте профессором-консультантом.

П. П. Снарскис читал в университете курсы систематики высших растений, филологии, географии растений, методики преподавания естественных наук, истории биологии и дарвинизма, а также вел специальный курс по декоративным растениям, а в Педагогическом институте преподавал систематику растений и курс дарвинизма. П. П. Снарскис был хорошим преподавателем, глубоко знающим свой предмет. Суровая школа жизни научила его быть простым, добросовестным, очень приятным и принципиальным человеком.

П. П. Снарскис написал ряд научных, методических и научно-популярных работ. Его научная деятельность тесно связана с флористикой, систематикой растений и методикой преподавания естественных наук. В диссертации о манжетках Литвы он описал 18 видов, 1 подвид и множество форм, им изучено распространение этих видов на территории республики и выявлены их экологические особенности. Из очень редких в Литве видов манжеток П. П. Снарскис нашел *Alchemilla minor* Hud., *A. heptagona* Juz., *A. semilunaris* Alechin, *A. glabricaulis* Lind. f., *A. arvensis* (L.) Scop. (*Arphanes arvensis* L.), *A. glomerulans* Buser. Манжетки Литвы он распределил по семи географическим элементам флоры, выявил центры их происхождения и пути миграции, сделал выводы о возможных первичных формах манжеток. Поскольку издаваемая Институтом ботаники АН ЛитССР «Флора Литовской ССР» еще не закончена, одним из наиболее крупных и полных трудов о литовской флоре до сих пор является книга П. П. Снарскиса «Определитель растений Литовской ССР» (1-е издание вышло в 1954 г., 2-е в 1968 г.). Для работников сельского хозяйства он опубликовал «Определитель сорных полевых растений Литовской ССР» (1948). П. П. Снарскис принимал активное участие и в издании «Флоры Литовской ССР», в которой описал семейства *Caryophyllaceae* и *Orchidaceae*.

П. П. Снарскис опубликовал также статьи о растительности Даугайского озера и его окрестностей, об адвентивных растениях, об атлантическом элементе в литовской флоре, о распространении ельников-кисличников в Литве, о литовских дубравах, декоративных растениях и целый ряд статей об отдельных редких и интересных видах литовской флоры. Следует упомянуть также его статьи об известном литовском флористе С. Б. Юндзиле. В настоящее время печатается крупная работа Снарскиса «Дубравы Литовской ССР». После его смерти осталась полностью подготовленная к печати крупная работа «Определитель натурально растущих и выращиваемых деревьев и кустарников в Литовской ССР».

П. П. Снарскис собрал богатый гербарий, часть которого он передал кафедре ботаники Вильнюсского университета и Институту ботаники АН ЛитССР. Кроме того, совместно с сотрудниками кафедры он исследовал сорта слив и проводил опыты по акклиматизации слив в Литве.

В общественной работе П. П. Снарскис принимал активное участие еще с 1919 г., когда он включился в деятельность профсоюза учителей; в годы советской власти он был членом местного комитета университета, членом общества «Знание», а с 1950 г. членом ВБО.

В 1950 г. П. П. Снарскис был избран депутатом Вильнюсского областного Совета депутатов трудящихся. В 1959 г. ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки Литовской ССР. Он трижды награждался почетными грамотами Президиума Верховного Совета Литовской ССР. В 1965 г. за обширные обработки, опубликованные во «Флоре Литовской ССР», ему была присуждена республиканская премия.

Светлая память о Повиласе Петровиче Снарскисе будет жить в сердцах его многочисленных и благодарных учеников.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ П. П. СНАРСКИСА

1936

Geobotaninių pastabų žiupsnelis (Несколько геоботанических сообщений). «Gamta», I, № 4: 238—240.

1937

Gamtos mokslų dėstymo projektas vidurinių mokyklų I klasei (Проект преподавания естественных наук в первых классах средних школ. Преподавание химии). «Gamta», II, № 3: 175—196. (Совместно с Л. Вайленисом).

1938

Keletas naujų retesniųjų Lietuvos augalų augimo vietų (Несколько новых местонахождений редких растений Литвы). «Gamta», III, № 4: 251—258.

1939

Lietuvos rasakilos (*Alchemilla*) ir jų išsiplatinimas (Манжетки Литвы и их распространение). Тр. математико-естеств. фак-та унив. ВитAUTаса Великого, XIII: 183—347.

Keletas naujų retesniųjų Lietuvos augalų augimo vietų (Несколько новых местонахождений редких растений Литвы). «Gamta», IV, № 3: 214—218.

1940

Keletas naujų retesniųjų Lietuvos augalų augimo vietų (Несколько новых местонахождений редких растений Литвы). «Gamta», V, № 2: 102—105.

Sesleria coerulea subsp. *uliginosa* Čelakovsky išsiplatinimas Lietuvoje (Распространение в Литве *Sesleria coerulea* subsp. *uliginosa* Čelakovsky). Тр. математико-естеств. фак-та Вильнюсского унив., I (XIV): 151—162.

1947

Naujos retesniųjų Lietuvos augalų augimo vietos (Новые места произрастания редких растений ЛитССР). Тр. Вильнюсского гос. унив., фак-та математики и естествознания, I: 171—185.

1948

Vadovas Lietuvos TSR piktžolėms pažinti (Определитель сорных полевых растений ЛитССР). Вильнюс: 3—179.

Mičiūрино—Lisenko mokslo pergalė (Научные достижения Мичурина—Лысенко). «Tarybinė mokykla», 10: 7—14.

Stalininis gamtos pertvarkymo planas (Сталинский план преобразования природы). «Tarybinė mokykla», 12: 13—41.

1950

Mičiūrininis mokslas — aukštesnis darvinizmo vystymosi etapas (Учение Мичурина — высший этап развития дарвинизма). «Tarybine mokykla», 7: 21—22, 8: 16—26.

1951

Tarybinės virusologijos laimėjimai (Достижения советской вирусологии). «Tarybinė mokykla», 6: 18—26.

1954

Vadovas Lietuvos TSR augalams pažinti (Определитель растений ЛитССР). Вильнюс: 3—906.

Daugų ežero ir jo artimiausių apylinkių aukštesniosios augalijos bruožai (Черты высших растений Даугайского озера и его ближайших окрестностей). Уч. тр. Вильнюск. унив. II: 119—137. (Совместно с Б. Адомавичуте).

1955

Didysis gamtos pertvarkytojas Ivanas Vladimirovičius Mičiūrinas (Иван Владимирович Мичурина — великий преобразователь природы. К 100-летию со дня рождения). Вильнюс: 3—45. (Совместно с П. Петрилой).

1957

Įžymusis gamtininkas Karolis Linėjus (Известный естествоиспытатель Карл Линней). «Mūsų girios», 6: 19—20.

1958

Kai kurie retesnieji augalai Lietuvos TSR floroje (Некоторые редкие растения во флоре Литовской ССР). Уч. зап. Вильнюсского гос. пед. инст., VII: 173—183.

Varpinė medlevis (Ирга канадская). «Mūsų girios», 7: 11—12.

Rudeninis vėlyvis Lietuvos floroje (Безвременник осенний во флоре Литвы). «Mūsų girios», 9: 31—32.

Kai kurie 1951—1954 metų sojos auginimo Lietuvos TSR bandymų duomenys (Некоторые опытные данные выращивания сои в ЛитССР за период 1951—1954 гг.). Уч. зап. Вильнюск. унив., XIX, сер. Биология, география, геология, V: 19—26. (Совместно с В. Буткусом и В. Равайтите).

1959

Paprastasis amalas Lietuvos floroje (Омела белая во флоре ЛитССР). «Mūsų girios», 12: 13—17.

Rūgštusis žagrenis (Уксусное дерево). «Mūsų girios», 4: 12—13.

1960

Dekoratyviniai vijokliniai ir laipiojantieji augalai (Декоративные вьющиеся и лазающие растения), изд. Вильнюск. унив.: 3—102. (Совместно с Б. Рибокайте).

S. B. Jundzilo floristiniai darbai ir jų reikšmė Lietuvos floros tyrimui (Флористические работы С. Б. Юндзило и их значение для исследования флоры Литвы). В кн.: Iš mokslų istorijos Lietuvoje, Вильнюс: 78—84.

Piktžolių įtaka sojos vystymuisi ir derliui (Влияние сорняков на рост и урожайность сои). Уч. зап. Вильнюск. унив., XXXVI, Биология, география и геология, VII: 77—87. (Совместно с В. Шальтите).

1961

Mižiūrininiai darbo metodai (Мичуринские методы работы). Вильнюс: 3—61.

Atlantinis floros elementas Lietuvoje TSR floroje (Атлантический элемент во флоре ЛитССР). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, I: 195—212.

Šiaurinė linėja (Северная линнея). «Mūsų girios», 9: 36.

Caryophyllaceae. Lietuvos TSR flora, III, Вильнюс: 268—342.

Sėjos būdo įtaka sojos vystymuisi ir derliui (Влияние способов сева на развитие и урожайность сои). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, I: 117—125. (Совместно с Г. Катинайте и Я. Норкунайте).

Kauno miesto, Kauno ir gretimų rajonų kai kurių gyvenviečių slyvų veislės (Сорта сливы г. Каунаса и некоторых местностей близлежащих районов). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, I: 213—224. (Совместно с А. Струмилайте).

1962

Kai kurie Lietuvos TSR adventyviniai augalai ir jų plitimo būdai ir keliai (Некоторые адвентивные растения ЛитССР, способы и пути их распространения). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, II: 107—131.

Juodosios varnauogės (*Empetrum nigrum* L.) paplitimas Lietuvoje TSR (Распространение в ЛитССР вороники черной). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, II: 133—143.

Druskininkų kurorto želdiniai (Озеленение курорта Друскеники), «Mūsų girios», 6: 8—10.

Kuprotoji plūdena — užterštų vandenų augalas (Ряска горбатая — растение загрязненных вод). «Mūsų girios», 7: 26.

1963

Kiškiakopūstinių eglynių išplitimas Lietuvoje TSR (Распространение ельников-кисличников в ЛитССР). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, III: 131—160.

Microspermales. Lietuvos TSR flora, II, Вильнюс: 565—676.

Sėjos laiko įtaka sojos augimui, vystymuisi ir derliui (Влияние сроков сева на рост, развитие и урожайность сои). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, III: 53—59. (Совместно с А. Иодвиршене и Д. Мачените).

Kaišiadorių ir širvintų rajonų kai kurių gyvenviečių slyvų veislės (Сорта слив некоторых селений Кайшедорского и Ширвинтского районов). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, III: 61—69. (Совместно с Д. Григайте).

1964

Lanksiosios šluotsmilgės — *Deschampsia flexuosa* Trin. išplitimas Lietuvoje TSR (Распространение луговика извилистого *Deschampsia flexuosa* Trin. в ЛитССР). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, V: 77—95.

Kai kurios Lietuvos TSR retesniųjų augalų radimvietės (Некоторые местонахождения редких растений ЛитССР). Сб. ст. Kultūrinių augalų derlumo pakėlimo fiziologiniai pagrindai. Вильнюс: 287—390.

Raudonžiedžio snapučio (*Geranium sanguineum* L.) ir šilinio saliavo (*Peucedanum oreoselinum* Moench) išplitimas Lietuvoje (Распространение в Литве герани кроваво-красной и горичника горного). Kultūrinių augalų derlumo pakėlimo fiziologiniai pagrindai. Вильнюс: 291—329.

Dekoratyviniai dedėšviniai augalai ir jų taikymas žaliojoje statyboje Lietuvoje TSR (Декоративные мальвовые и их применение в зеленом строительстве ЛитССР). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, IV: 63—68. (Совместно с В. Ракаускайте и Н. Вилькевичюте).

1966

Religija gamtos mokslų istorijos šviesoje (Религия в свете истории естественных наук). В кн.: Religija, ateizmas, dabartis, Вильнюс: 309—321.

1967

Кvapiosios krūnės (*Asperula odorata* L.) ir miškinės girūnės (*Sanicula europaea* L.) išplitimas Lietuvoje (Распространение в Литве ясменника пахучего и подлесника европейского). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, VII: 155—185.

1968

Vadovas Lietuvos augalams pažinti (Определитель растений Литвы, 2-й вып.). Вильнюс: 3—502.

Gyvatzolės (*Polygonum bistorta* L.) išplitimas Lietuvoje (Распространение в Литве горца змеяного). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, VIII : 153—168.

1969

Pūkuotosios vilnūnės (*Holcus lanatus* L.) išplitimas Lietuvoje (Распространение бухарника шерстистого в Литве). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, IX : 11—17.

Paprastojo amalo (*Viscum album* L.) išplitimas Lietuvoje (Распространение омелы в Литве). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, IX : 19—21.

Kašubinio vikio (*Vicia cassubica* L.), saldžiašaknio pelėžirnio (*Lathyrus niger* Bernh.) ir didžiažiedės rusmenės (*Digitalis ambigua* Murr.) išplitimas Lietuvoje (Распространение горошка кашубского, чины черной и наперстянки крупноцветной в Литве). Научн. тр. высших уч. зав. ЛитССР, Биология, IX : 23—41.

В. К. Галинис и И. В. Шаркинене.

(Получено 3 II 1970).

Вильнюсский
педагогический институт
и
Вильнюсский университет.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.526.33/.55

ЕЛИЗАВЕТА МОДЕСТОВНА БРАДИС (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

I. M. GRIGORA, L. S. BALASHOV, L. F. KUCHERIAVA YA,
A. I. KUZJMICHI OV AND T. L. ANDRIYEN KO. YELIZAVETA MODESTOVNA
BRADIS (FOR HER 70TH BIRTHDAY)

Исполнилось 70 лет со дня рождения известного советского болотоведа доктора биологических наук профессора Елизаветы Модестовны Брадис.

Е. М. Брадис родилась 13 августа 1900 г. в Пскове. Родители ее были учителями. Отец за участие в революции 1905 г. был сослан в Сибирь, где и умер в 1910 г.

Высшее образование Е. М. получила на биологическом отделении физико-математического факультета Московского университета, который закончила в 1930 г. Под руководством В. В. Алексина она подготовила и в 1934 г. успешно защитила кандидатскую диссертацию о растительном покрове как показателе почвенных условий.

Интерес к болотоведению проявился у Е. М. еще во время работы на Центральной торфяной опытной станции (она работала там с перерывами с 1928 по 1938 г. и занималась экологией болотной растительности, классификацией торфов и их химической характеристикой).

В 1938 г. Е. М. переехала в Киев и начала работу в Институте ботаники АН УССР, где сразу включалась в исследования болот Украины. С 1941 по 1943 г. она находилась вместе с Институтом ботаники в эвакуации в Уфе. Там она начала исследования болот Башкирии. По материалам этих и последующих исследований Е. М. в 1952 г. защитила докторскую диссертацию.

После возвращения в 1944 г. в Киев Е. М. приняла самое деятельное участие в исследовании растительного покрова Украинских Карпат (1947—1948 гг.). Ею была описана болотная и высокогорная растительность этого района.

Е. М. провела многочисленные экспедиции в разные районы УССР. Но наибольшее внимание она уделяла исследованию болот полесских районов Украины. Результатом ее исследований явилась монография «Растительность УССР. Болота» (в соавторстве с А. Ф. Бачуриной, 1969). Сейчас Е. М. подготовила к печати монографию «Болота Малого Полесья», а также большую обобщающую работу «Торфяно-болотный фонд Украинской ССР и его районирование».

Е. М. внесла значительный вклад в развитие теоретических вопросов болотоведения, особенно вопросов классификации болотной растительности. Она последовательно развивает и отстаивает точку зрения, согласно которой существует единый самостоятельный тип болотной растительности. Ею предложена принятая большинством украинских геоботаников классификация болотной растительности УССР (1956). В основу этой классификации положены признаки самой растительности во взаимодействии со средой, т. е. фитоценологические и экологические ее особенности. Аналогичная классификация болотной растительности Башкирской АССР была разработана ею несколько ранее.

Большое внимание Е. М. уделяет и классификации торфяных залежей, развивая принцип выделения залежей по всей совокупности характеризующих их признаков (геоморфологическая приуроченность торфяного болота, происхождение и его дальнейшая эволюция, характер питания на разных этапах существования торфяника, виды торфов и их состав, зольность, современный растительный покров). Е. М. предложила оригинальную классификацию залежей верховых и переходных болот Украинской ССР (1967).

Е. М. присуща разносторонность интересов. Она является одним из авторов геоботанического районирования УССР (1962, 1966). Обоснованны и интересны ее полемические статьи относительно геоботанического районирования западных областей УССР. Как систематик Е. М. изучала роды *Carex*, *Salix* и некоторые другие. Монографические обработки их вошли в «Определители» растений Украины (1950, 1965) и Башкирии (1966). Е. М. Брадис поддерживает в своей работе тесную связь с производством. Она проводила исследования для схемы осушения Припятского Полесья, а также участвовала в составлении справочника торфяных ресурсов УССР (изданий 1959 и 1969 гг.). Ряд работ и газетных статей Е. М. посвящен рациональному использованию болот Украинского Полесья. Е. М. принимала участие в подготовке некоторых разделов «Украинской Советской Энциклопедии», а также на-

писала ряд статей и несколько научно-популярных брошюр. Всего Е. М. опубликовала около 100 работ.

Е. М. Брадис член КПСС с 1928 г. Она честный, принципиальный коммунист, человек, которому присущи скромность, чуткость, простота. Е. М. награждена орденом «Знак Почета» и медалями. Она является членом ВБО с 1956 г.

Свое 70-летие Е. М. встречает полной научных замыслов. Пожелаем ей долгих лет жизни и дальнейших творческих успехов!

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ Е. М. БРАДИС

1933

Задачи и методы изучения болот. В кн.: Методика краеведного изучения растительности. М. : 88—100.

1939

Распределение и рост осок на болоте в зависимости от физико-химических свойств торфа. Журн. Инст. бот. АН УРСР, 21—22 : 267—298.

1940

К познанию торфяников юга Украины. Бот. журн. АН УССР, I, 3—4 : 307—323.

1941

Про класифікацію видів торфу. Укр. бот. журн. АН УРСР, II, 1—2 : 217—269.

1946

Торфові болота Месягутівського Лісостепу (Башкирія). Укр. бот. журн. АН УРСР, III, 3—4 : 44—60.

1947

Торфові болота північно-західної Башкирії. Укр. бот. журн. АН УРСР, IV, 3—4 : 141—152.

1949

Основні напрями в розвитку болотознавства. Укр. бот. журн. АН УРСР, VI, 1 : 28—41.

1950

Високогірна рослинність Закарпатської області. Бот. журн. АН УРСР, VII : 3—18. (Совместно с А. А. Запатовой).

Семейство *Salicaceae*. Таблицы для определения видов рода *Salix*. В кн.: Визначник рослин України, Киев : 715—726, 812—837.

1951

Болота гірської частини Закарпатської області. Бот. журн. АН УРСР, VIII, 1 : 33—46.

1952

Характеристика и таблицы для определения видов рода *Salix*. Флора УССР, IV, Киев : 18—74.

1954

Рослинність Закарпатської області УРСР. Киев. (Совместно с Г. И. Билыком, Ф. А. Гринем, М. И. Кослом).

1955

Лесные болота Украинского Полесья верхового и переходного типов. Труды Инст. леса. АН СССР, XXXI : 74—80.

1956

Класифікація рослинності Української РСР. Укр. бот. журн., XIII, 4 : 63—82. (Совместно с Д. Я. Афанасьевым, Г. И. Билыком, Ф. А. Гринем).

Про класифікацію рослинності боліт Української РСР. Укр. бот. журн., XIII, 3 : 3—16.

1957

Рослинність східної частини Малого Полісся та питання ботаніко-географічного районування західних областей УРСР. Укр. бот. журн., XIV, 4 : 3—14.

1958

Торфяные болота Украинской ССР. Тр. НИИ местн. топл. пром., XIII : 21—40. (Совместно с А. Ф. Бачуриной).

1959

Характеристика торфяного фонда. В справочнике: Торфяной фонд Украинской ССР, М.: 9—37. (Совместно с А. Ф. Бачуриной).

1961

О геоботаническом районировании сев.-западных областей УССР. Труды научного совещания по природно-географ. районированию УССР, Киев: 89—97.

Растительный покров болот Башкирской АССР. Тр. Инст. биологии Уральского филиала АН СССР, 27: 127—132.

1962

Геоботаничне районування УРСР. Укр. бот. журн., XIX, 4: 23—32. (Совместно с Г. И. Билыком).

З приводу статті І. С. Амеліна «Про зональну приналежність рівнинних районів Львівської області». Укр. бот. журн., XIX, 6: 92—96.

Мікроелементи у торфах України. Доповіді АН УРСР, 9: 1222—1226. (Совместно с Е. С. Бурксер, О. А. Кульской, Г. М. Фока).

Торфяной фонд УССР как сырьевая база производства органо-минеральных удобрений. В сб.: Гуминовые удобрения и практика их применения. II, Киев: 543—562. (Совместно с А. Ф. Бачуриной).

1963

Принципы и основные единицы классификации болотной растительности. Уч. зап. Тартуского гос. унив. Тр. по бот., 7, 145: 9—23.

1965

Роды *Carex* и *Salix*. В кн.: Визначник рослин України, Киев: 122—140, 186—193.

1966

Про геоботаничне районування УРСР. В сб.: Сучасні проблеми географічної науки. Киев: 249—264. (Совместно с Г. И. Билыком).

Про болота Опілля. Укр. бот. журн., XXIII, 1: 82—86. (Совместно с Н. И. Рубцовым).

Семейства *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Vacciniaceae*. В кн.: Определитель растений Башкирской АССР, М.—Л.: 154—166, 334—337.

1967

Болота Западной Подолии. В сб.: Природа болот и методы их исследований, Л.: 43—46. (Совместно с Л. С. Балашовым).

О принципах классификации торфяных залежей и о классификации залежей верховых и переходных торфяников Украинской ССР. В сб.: Природа болот и методы их исследований, Л.: 117—122.

1968

Чи існує тип болотної рослинності? Укр. бот. журн., XXV, 6: 55—60.

1969

Болота УРСР. Киев. (Совместно с А. Ф. Бачуриной).

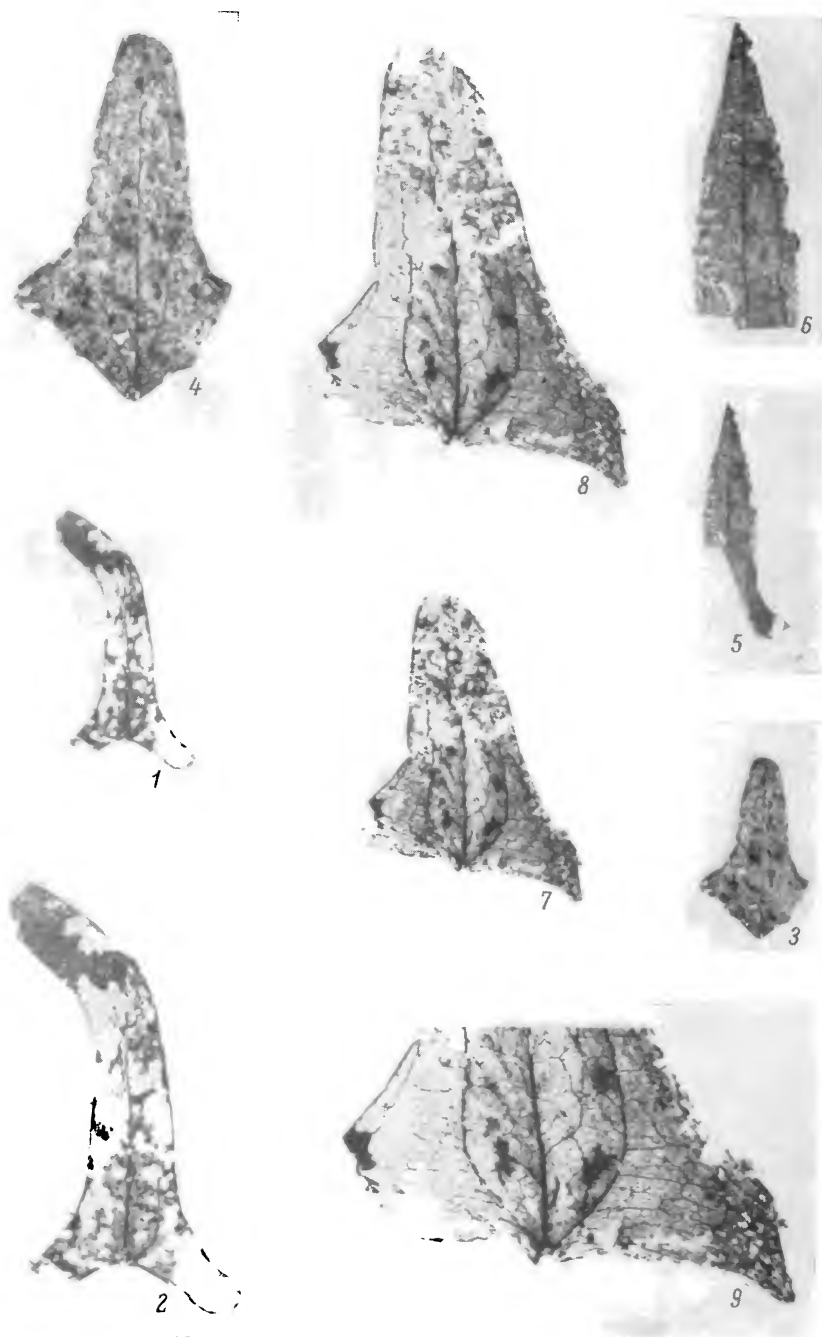
Оліготрофні болота Закарпатської області. Укр. бот. журн., XXVI, 1: 29—35. (Совместно с Т. Л. Андриенко и Е. П. Лихобабиной).

Осоки боліт полонини Глистоватої в Гринявських горах. Укр. бот. журн., XXVI, 3: 91—93.

И. М. Григора, Л. С. Балашов, Л. Ф. Кучерявая,
А. И. Кузьмичев и Т. Л. Андриенко.

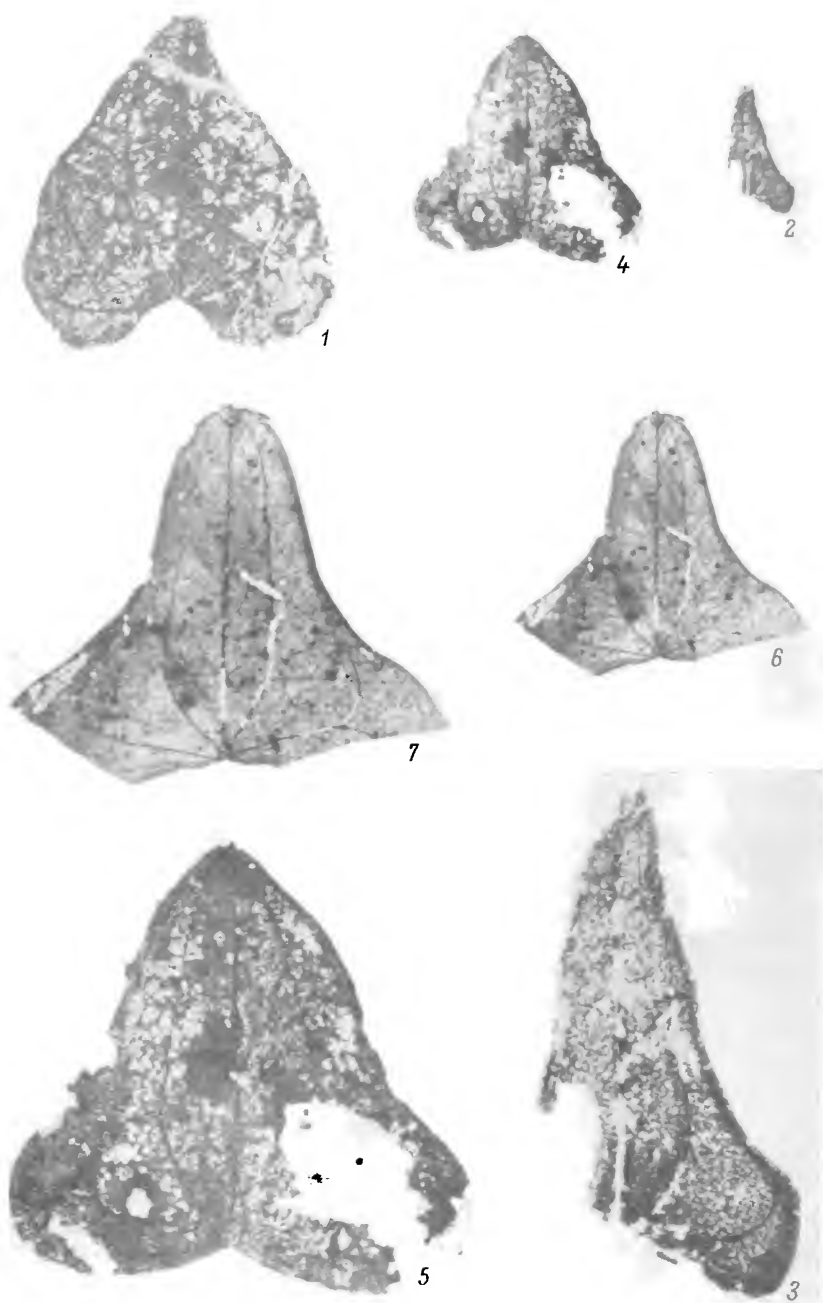
Институт ботаники АН УССР,
Киевский государственный
университет им. Т. Г. Шевченко,
Украинская сельскохозяйственная академия,
г. Киев.

(Получено 16 II 1970).



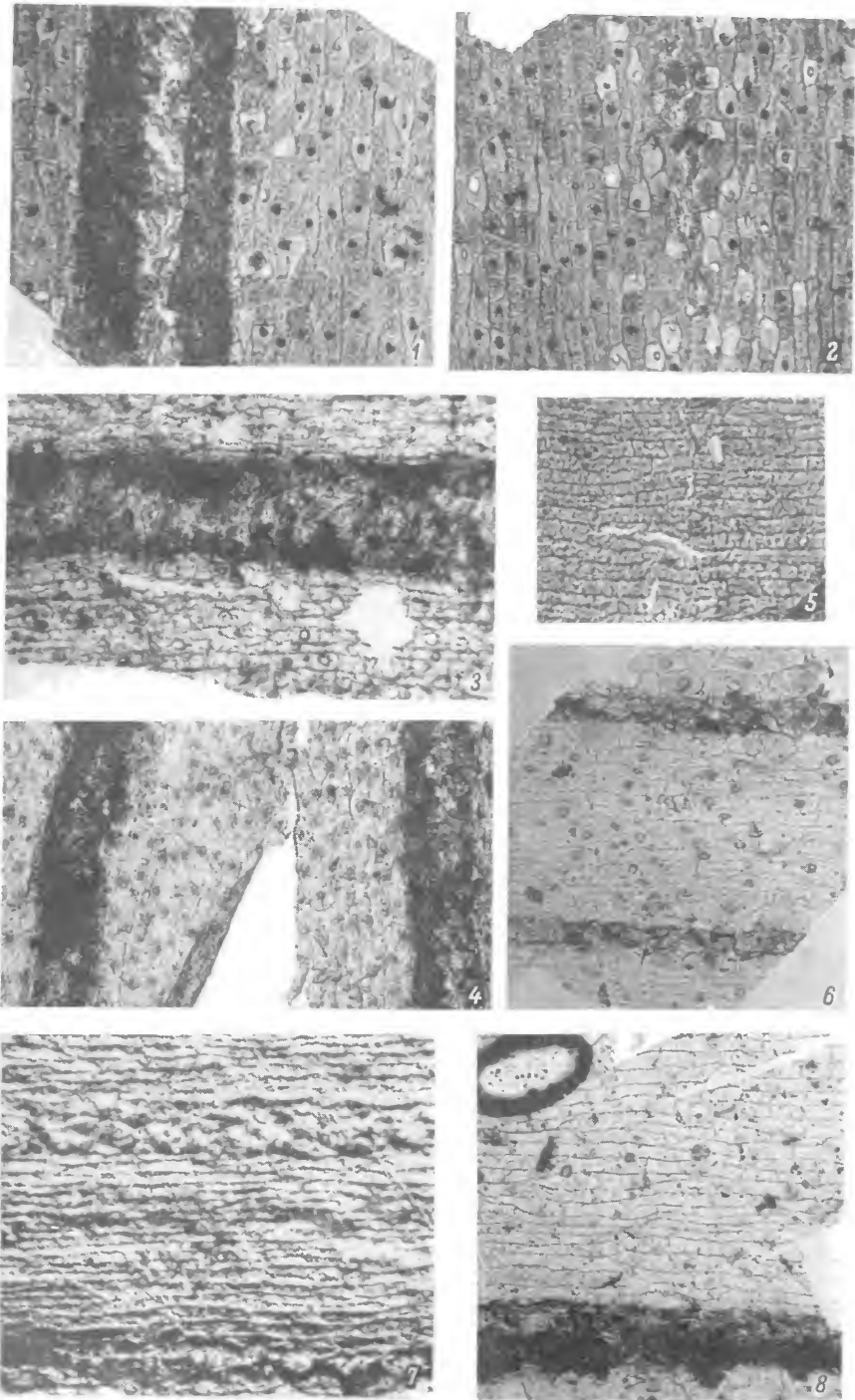
Т а б л и ц а I.

1—9 — *Smilax sagittifera* Heer var. *aculeata* A. Stephyrtza, var. n., 1, 2 — отп.
4 — голотип разновидности, увел. 0.9 и 1.35; 3, 4 — отп. 13, увел. 0.9 и 1.8; 5, 6 — отп. 5,
увел. 0.9 и 1.8; 7—9 — отп. 2, 3 увел. 0.9 и 1.35



Т а б л и ц а II.

- *Dioscorea moldavica* A. Stephyrtza, sp. n., отп. 1 — голотип, увел. 0.9; 2—7 — *Smilax gittifera* Heer var. *aculeata* A. Stephyrtza, var. n.; 2, 3 — отп. 3, увел. 0.9 и 3.6; 4, 5 — отп. 24, увел. 0.9 и 1.35; 6, 7 — отп. 25, увел. 0.9 и 1.35.



Т а б л и ц а

1, 2 — *Rufloria poryvaica* sp. n., голотип № 3767/5-2: 1 — нижняя эпидерма с дорсальным желобком, окаймленным сильно кутинизированными тяжами, 2 — заложение дорсального желобка. (Увел. 100); 3—5 — *Rufloria papillosa* sp. n.: 3 — голотип № 3767/26-8, нижняя эпидерма с одним дорсальным желобком, окаймленным тяжами и папиллами (волосками), 4 — экз. № 24/1-1, нижняя эпидерма с двумя дорсальными желобками (фотография сделана с фазовым контрастом), 5 — экз. № 24/1-1, верхняя эпидерма. (Увел. 100); 6—8 — *Rufloria meyenii* sp. n.: 6 — голотип № 3767/4-2, нижняя эпидерма с закрытыми дорсальными желобками, 7 — экз. № 749/30-1, нижняя эпидерма с двумя дорсальными желобками (реплика), 8 — экз. № 164/49-4, нижняя эпидерма с приоткрытым дорсальным желобком. (Увел. 100).
Местонахождения указаны в тексте.

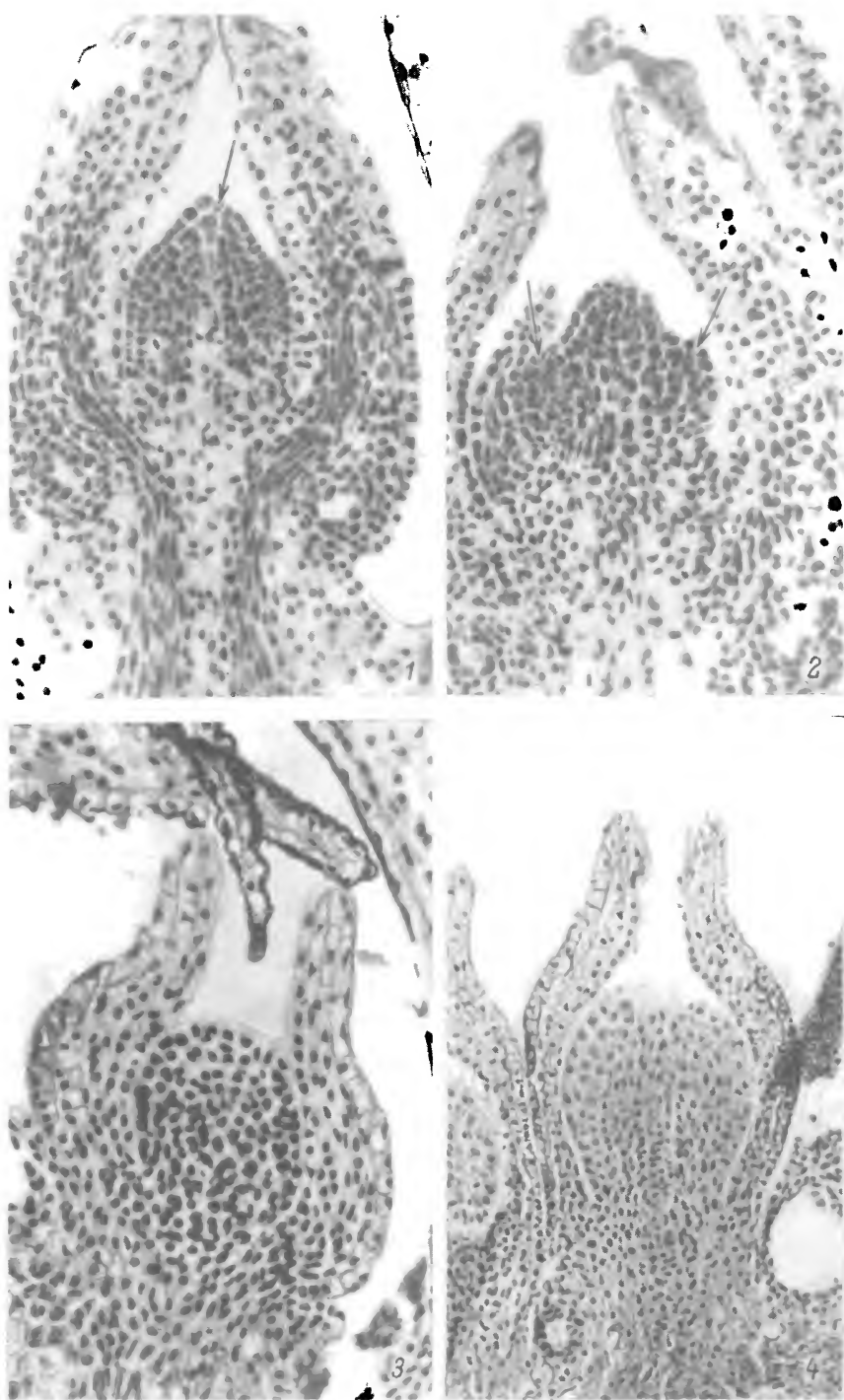


Рис. 1. Этапы развития семяпочек у можжевельников.

1 — *М. туркестанский* (4 июля), меристематический бугорок нуцеллуса семяпочки; 2 — *М. туркестанский* (4 июля), появление зачатка интегумента в основании бугорка нуцеллуса; 3 — *М. зеравшанский* (27 августа), сформированная семяпочка; 4 — *М. туркменский* в период цветения (1 апреля), семяпочка.

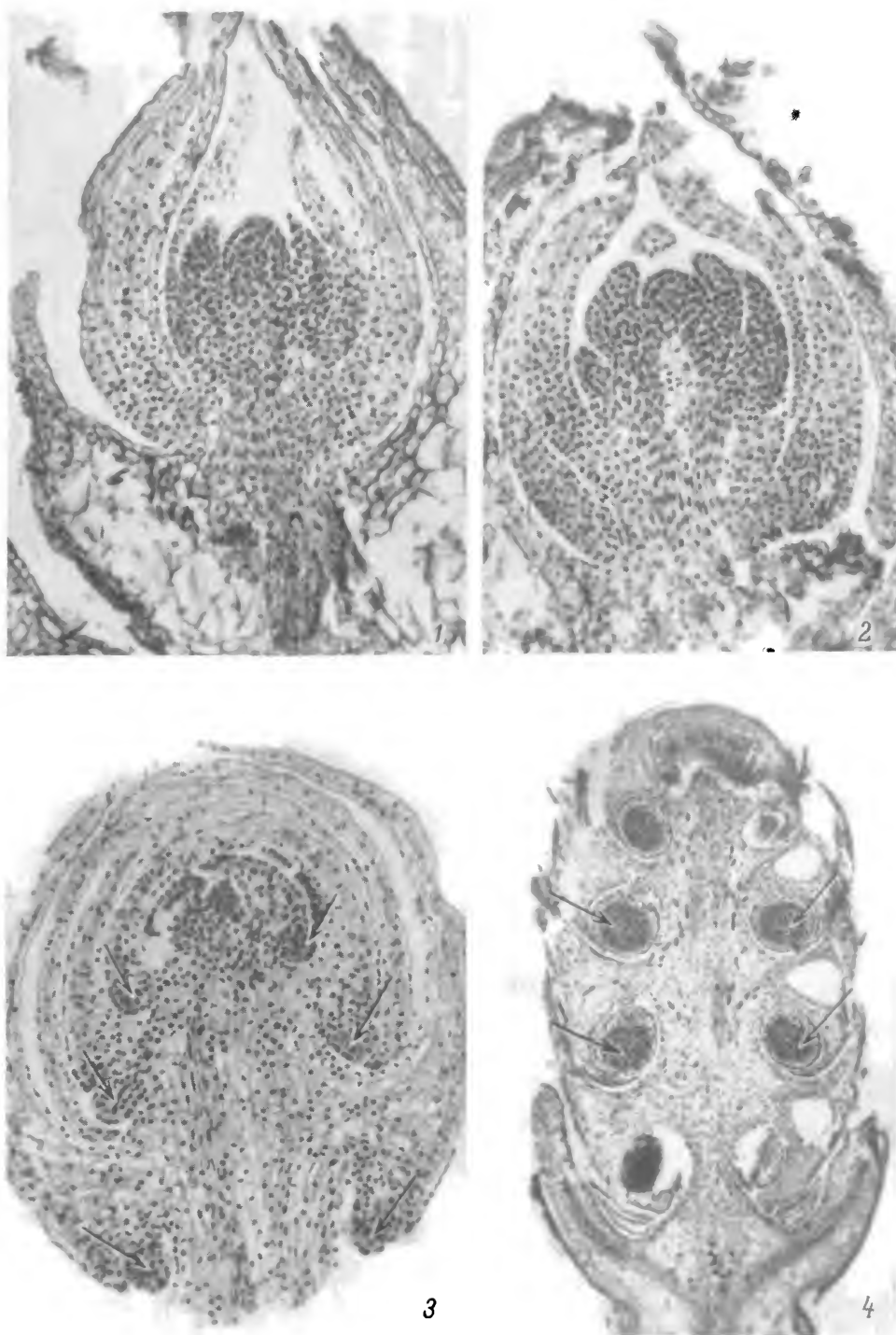


Рис. 2. Продольные срезы через мужские шишки можжевельников.

1 и 2 — *М. обыкновенный* (1—14 мая, 2—29 декабря), видны зачатки микроспорофиллов, образованные меристематической тканью; 3 — *М. виргинский* (24 мая), на нижней стороне микроспорофиллов видны зачатки пыльников; 4 — *М. виргинский* (17 августа), видны пыльники со зрелой спорогонной тканью.

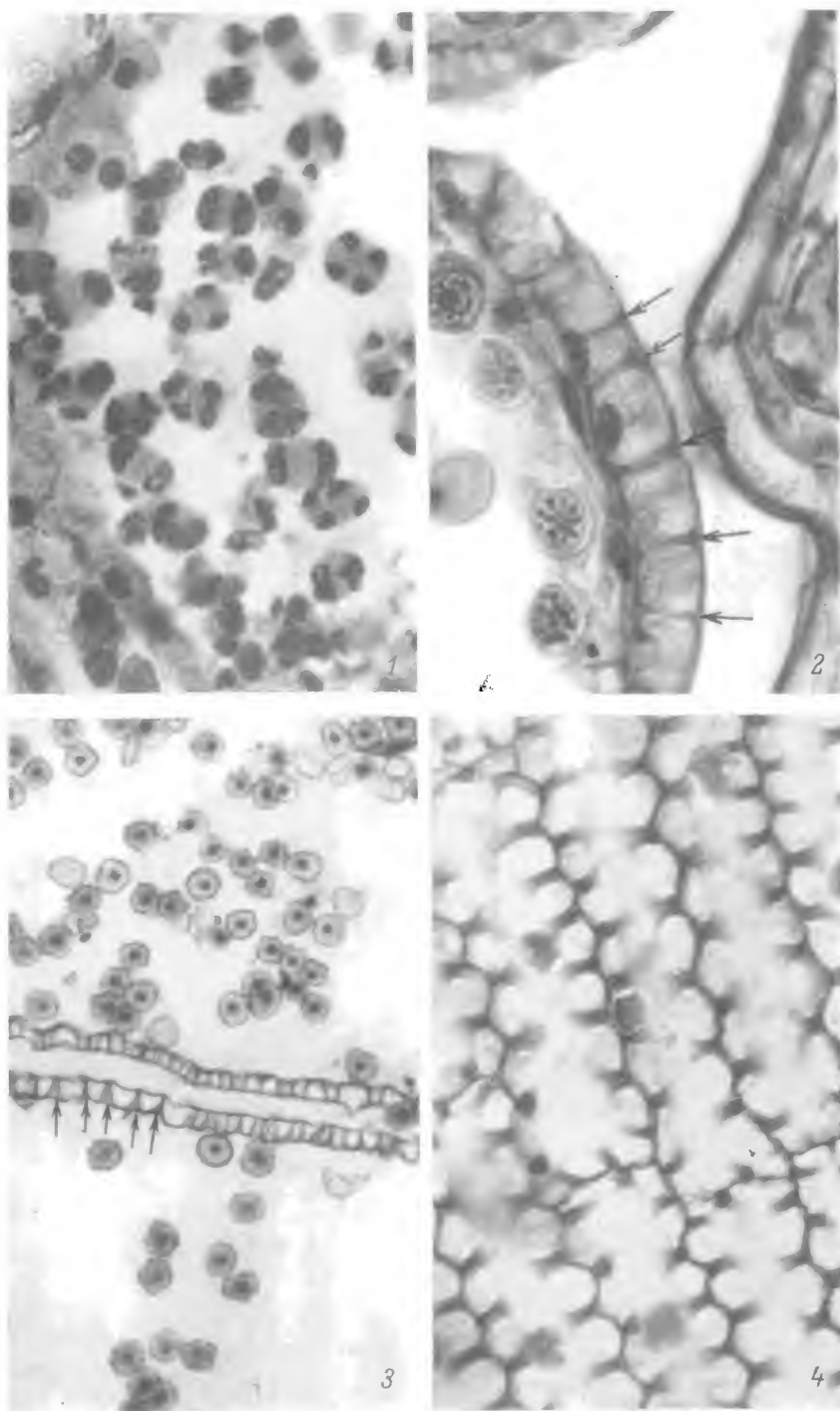


Рис. 4. Мейоз и более поздние фазы микроспорогенеза у мохжеведьников.

1 — М. виргинский (30 августа), асинхронный ход мейоза в пыльнике; 2 — М. виргинский (8 сентября), срез через пыльник, из слоев стенки пыльника сохранился лишь эндермис с характерными утолщениями радиальных клеточных стенок; 3—4 — М. зеравшанский, экзотетий в пыльниках (3 — радиальный срез, 4 — тангентальный срез).

February 1971

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

	Page
N. N. Kaden and U. A. Urmantzev. Isomery in live nature. II. Results of investigations.	161
I. A. Il'yinskaya and A. G. Stephyrtza. Fossil <i>Smilacaceae</i> and <i>Dioscoreaceae</i> from the Miocene of Moldavia. (3 textfigures, 2 plates)	175
L. V. Glukhova. On the epidermal structure of the Early Permian and Carbonian representatives of <i>Rufloia</i> from the Kuznetzk coal basin. (4 textfigures, 1 plate)	185
E. S. Alexandrovsky. Development of ovules and microsporogenesis in the species of <i>Juniperus</i> . (5 textfigures)	193
L. Ja. Kurochkina, G. A. Baygozova, S. E. Yesenova and T. Bolatbayev. Bioecological investigations in the sandy deserts to the south of the Lake Balkhash. (3 textfigures)	202
N. G. Afanasiyeva. Endospermal haustoria and their significance for the elucidation of the phylogeny of the genus <i>Veronica</i> L. (1 textfigure, 3 plates)	215
V. B. Kuvayev, N. S. Vodop'yanova and S. U. Andrulaitis. A contribution to the knowledge of the flora of the Lake Niakshingda basin (southern part of the Putoran Mts.). (1 map)	230
METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	246
N. Ja. Katz and S. V. Katz. On the palaeobotanical methods and their correlations.	246
A. G. Shekhov. An instrument for sampling the aquatic vegetation. (1 textfigure).	254
REPORTS	258
M. M. Storozheva. A contribution to the knowledge of the flora of the Kytlym Mts. (the Urals). (258). — V. A. Burygin and L. E. Markova. The effect of frosts on the ephemeral vegetation of the southern part of the Kyzylkumy Desert. (4 textfigures). (261). — I. V. Volosevich. On a conspicuous change of the cone morphology in spruce. (3 textfigures). (265). — B. A. Winterholler. The forest vegetation of the western extremity of the Trans-Iliian Alatau Mts. (1 textfigure). (270). — P. L. Ljvov. Birch forests of the inner limestone montane regions of Daghestan. (276). L. I. Svesnikova. A comparative-karyological investigation of the genus <i>Halanthus</i> L. II. Section <i>Viridifollii</i> (1 textfigure, 4 plates). (282). — P. G. Zhukova and V. V. Petrovsky. Chromosome numbers of certain flowering plants of the Wrangel Island. (1 textfigure). (294).	306
REVIEWS	306
Z. T. Artiushenko, T. S. Matveyeva, O. M. Poletiko, G. I. Rodionenko and S. G. Saakov (a review). I. Ja. Romanov, P. N. Ivanov, A. D. Golubkova, E. N. Zaytzeva and E. A. Yevtiukhova. The flowers of our native land, 1969. (306). — A. I. Tolmatchev (a review). Kurt Huek. Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und Wirtschaftliche Bedeutung, 1966. (310).	313
OBITUARY	313
V. K. Galinis and I. V. Sharkiniene. To the memory of Pavilas Petrovich Snarskis. (August 26, 1889 — November 17, 1969). (313).	318
PERSONALIA	318
I. M. Grigora, L. S. Balashov, L. F. Kucheriavaya, A. I. Kuz'michiov and T. L. Andriyenko. Yelizaveta Modestovna Bradis (for her 70th birthday). (318).	

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Стр.

Н. Н. Каден и Ю. А. Урманцев. Изомерия в живой природе. II. Результаты исследований.	161
И. А. Ильинская и А. Г. Штефьрца. Ископаемые <i>Smilacaceae</i> и <i>Dioscoreaceae</i> из миоцена Молдавии. (С 3 рис. и 2 табл. рис.)	175
Л. В. Глухова. Эпидермальное строение раннепермских и каменноугольных <i>Rufloria</i> Кузбасса. (С 4 рис. и 1 табл. рис.)	185
Е. С. Александровский. Развитие семян и микроспорогенез у видов <i>Juniperus</i> . (С 5 рис.)	193
Л. Я. Курочкина, Г. А. Байгозова, С. Е. Есенова и Т. Болатбаев. Биозкологические исследования в песках Южного Прибалхашья. (С 3 рис.)	202
Н. Г. Афанасьева. Эндоспермальные гаустории и их значение для познания рода <i>Veronica</i> L. (С 1 рис. и 3 табл. рис.)	215
В. Б. Куваев, Н. С. Водопьянова и С. Ю. Андрулайтис. К флоре бассейна оз. Някшингда (юг Путораны). (С 1 картой)	230
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	246
Н. Я. Кац и С. В. Кац. О палеоботанических методах и их корреляции.	246
А. Г. Шехов. Прибор для взятия проб водной растительности. (С 1 рис.)	254
СООБЩЕНИЯ	258
М. М. Сторожева. К познанию флоры Кытлымских гор (Урал). (258). — В. А. Бурыгин и Л. Е. Маркова. Действие морозов на эфемеровую растительность Южных Кызылкумов. (С 4 рис.). (261). — И. В. Волосевич. О резком изменении морфологии шишек у ели. (С 3 рис.). (265). — Б. А. Винтерголлер. Лесная растительность западной оконечности Запильского Алатау. (С 1 рис.). (270). — П. Л. Львов. Березняки внутригорного известнякового Дагестана. (276). — Л. И. Свешникова. Сравнительно-карпологиическое исследование рода <i>Galanthus</i> L. II сообщение, секция <i>Viridifolii</i> (С 1 рис. и 4 табл. рис.). (282). — П. Г. Жукова и В. В. Петровский. Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. (С 1 рис.) (294).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	306
З. Т. Артюшенко, Т. С. Матвеева, О. М. Полетико, Г. И. Родионенко и С. Г. Сааков. И. Я. Романов, П. Н. Иванов, А. Д. Голубкова. Е. Н. Зайцева и Е. А. Естюхова. Цветы нашей Родины. 1969. (306). — А. И. Толмачев. Курт Хук. Леса Южной Америки. Экология, строение и хозяйственное значение. (310).	
ПОТЕРИ НАУКИ	313
В. К. Галинис и И. В. Шаркинене. Памяти Павиласа Петровича Снарскиса. (26 VIII 1889—17 XI 1969). (313).	
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	318
И. М. Григора, Л. С. Балашов, Л. Ф. Кучерявая, А. И. Кузьмичев и Т. Л. Андриенко. Елизавета Модестовна Брадис. (К 70-летию со дня рождения). (318).	